Bau und Feinstruktur der Augen auf dem vorderen und hinteren Saugnapf des Fischegels *Piscicola geometra L.*

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde der
Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der
Freien Universität Berlin

vorgelegt von
Dieter Jung
aus Berlin

1. Referent: Prof. Dr. W. Ulrich

2. Referent: Prof. Dr. K. Günther

Tag der mündlichen Prüfung: 15. Dezember 1962

Tag der Promotion: 18. DEZ. 1963

Veröffentlicht in: Zoologische Beiträge, Neue Folge, Band 9, Heft 1 (1963)
Verlag Duncker & Humblot, Berlin

(Aus dem I. Zoologischen Institut [Direktoren: Prof. Dr. K. Günther, Prof. Dr. F. Peus und Prof. Dr. W. Ulrich] und der Abteilung für Elektronenmikroskopie der Math.-Nat. Fakultät [Prof. Dr. E. Ruska, Prof. Dr. E. Wiesenberger] der Freien Universität Berlin)

Bau und Feinstruktur der Augen auf dem vorderen und hinteren Saugnapf des Fischegels *Piscicola geometra L.*

Von

DIETER JUNG[1]

R. UNIV. BIBLIOTHEEK LEIDEN

(Mit 17 Abbildungen)

Eingegangen am 29. März 1963

Inhalt: I. Einleitung: Aufgabe und Fragestellung S. 122. — II. Die Augen der Fischegel *(Piscicolidae)* S. 122. — III. Material und Technik S. 128. — A. Die Auswahl des Objekts S. 128. — B. Die elektronenmikroskopischen Untersuchungsmethoden S. 128. — C. Die verwendete Nomenklatur und Terminologie S. 132. — IV. Histologischer Aufbau der Pigmentbecherocellen S. 133. — A. Die Lage der Pigmentbecherocellen S. 133. — B. Der Bau der Pigmentbecherocellen des vorderen Saugnapfes S. 134. — C. Der Bau der Pigmentbecherocellen des hinteren Saugnapfes S. 142. — V. Bau und Feinstruktur des Binnenkörpers S. 145. — Anhang: Pigmente und Cuticula S. 153. — 1. „Atypische" Pigmente S. 153. — 2. Cuticula S. 154. — VI. Vergleich des Baues und der Feinstruktur des Auges von *Piscicola* mit den bisher bekannten Strukturen von Egelaugen S. 156. — VII. Die Entstehung der hinteren Augen S. 158. — VIII. Morphologischer Aufbau und Sehleistung S. 161. — IX. Die phylogenetische Einordnung der gefundenen Strukturen S. 164. — X. Zusammenfassung S. 168. — XI. Literaturverzeichnis S. 170.

---

[1] D 188. Für die hilfreiche persönliche Beratung und Unterstützung meiner Arbeit danke ich meinem Lehrer, Herrn Prof. Dr. W. Ulrich, sowie Herrn Prof. Dr. E. Wiesenberger, Herrn Oberregierungsrat Dr. Denzer, Herrn Prof. Dr. W. Wunder, Herrn Privatdozenten Dr. G. Kümmel und dem Herrn Wissenschaftlichen Rat Dr. J. Brandenburg. Ein Original der Dissertation mit 37 Abbildungen und alle elektronenmikroskopischen Negative werden im I. Zoologischen Institut der Freien Universität Berlin aufbewahrt.

I. Einleitung: Aufgabe und Fragestellung

Es sind mehrere Gründe gewesen, die zu der vorliegenden Arbeit geführt haben.

Im Rahmen der am hiesigen Institut durchgeführten elektronenmikroskopischen Untersuchungen hatte Hansen (1961) Bau und Feinstruktur der Egelaugen studiert und dabei neben anderen Gruppen die Fischegel weglassen müssen, da seinerzeit diese in Berlin selten gewordenen Tiere nicht zu beschaffen waren.

So kam es 1. darauf an, eine Lücke in unseren Kenntnissen zu schließen und die Augen der Fischegel, einer Hauptfamilie der Hirudineen, kennenzulernen.

2. Die Fischegel sind diejenigen Hirudineen, bei denen Augen auf dem vorderen und hinteren Saugnapf vorkommen. Es mußte von Interesse sein, die Ausbildung der Augen an beiden Stellen zu verfolgen und den speziellen Fall im Rahmen der ganz allgemeinen Frage nach der Ausstattung des vorderen und hinteren Endes von Bilaterien zu betrachten.

3. Ein besonderes Thema ergab sich aus dem Vergleich der Augen des vorderen und des hinteren Saugnapfes insofern, als die Augen des hinteren Saugnapfes unvollkommener erscheinen, woraus sich die Frage ergibt, ob dieser unvollkommenere Zustand als reduktiv oder als primär zu bezeichnen ist.

4. Eine Durchsicht der Literatur ergab, daß es über die Stellung der Fischegel zwei grundsätzliche Meinungen gibt. Apathy (1888) und Hesse (1897) halten die Fischegel für eine besonders ursprüngliche Gruppe, während Autrum (1939) umgekehrt die Fischegel für abgeleitet hält. Auf Grund dieser entgegengesetzten Ansichten entstanden verschiedene Meinungen über die phylogenetische Entwicklung der Egelaugen. Daher müssen die Ergebnisse dieser Arbeit auch unter diesem Aspekt diskutiert werden.

II. Die Augen der Fischegel *(Piscicolidae)*

In der Familie der Fischegel treten als Augenbildungen sowohl einzelne Sehzellen als auch vollständige Pigmentbecherocellen auf. Die Augen können auf dem vorderen und auf dem hinteren Saugnapf und in einzelnen Gattungen auch auf dem Vorderkörper liegen. Über die genaue Verteilung in den einzelnen Gattungen gibt die folgende Tabelle I Auskunft. Sie wurde zusammengestellt nach den

Angaben von Mann (1962) und den Originalbeschreibungen der neueren Gattungen (Brinkmann 1948, Harding und Moore 1927, Meyer 1940, Moore 1952, Moore und Meyer 1951). Für 6 der 44 Gattungen konnte ich die entsprechende Literatur nicht einsehen, kann also über sie keine Angaben machen. Diese Gattungen sind in der Tabelle durch ein V gekennzeichnet.

Tabelle I

Übersicht über das Vorkommen von Augenbildungen in den Gattungen der Familie der *Piscicolidae* (Johnston 1865)

*: Formen mit hinteren Augen

Adenobdella Leidy 1885	V
Arctobdella De Silvia et Kabata 1961	keine Augen
Austrobdella Badham 1916	vorderer Saugnapf 0—1 Paar hinterer Saugnapf - - - - -
Bdellamaris Richardson 1953	V
Branchellion Savigny 1822	vorderer Saugnapf 0—3 Paar? hinterer Saugnapf - - - - - (Situation unklar, da sehr stark pigmentierte Arten)
Branchelliopsis Whitman 1889	wahrscheinlich nomen nudum
Carcinobdella Oka 1910	vorderer Saugnapf 0—3 Paar hinterer Saugnapf - - - - -
Crangonobdella Selensky 1914*	vorderer Saugnapf bis 3 Paar vord. Körperansatz 2—6 Paar hinterer Saugnapf bis zu 14
Cryobdellina Brinkmann 1948*	vorderer Saugnapf 2 × 5 vord. Körperansatz 4 Paar hinterer Saugnapf bis zu 14
Cymatobranchus ? Selensky	bisher nur durch einen kurzen Bericht des Autors kurz vor seinem Tode bekannt; Beschreibung fehlt (nach Mann, 1962, p. 175)
Cyrillobdella Leigh-Sharpe 1933	nur unvollständig beschrieben
Cystobranchus Diensing 1859*	vorderer Saugnapf 0—2 Paar hinterer Saugnapf bis zu 10
Dactylobdella Van Beneden et Hesse 1863	V
Ganymedebdella Leigh-Sharpe 1915	keine Augen
Godonobdella Grube 1873	V
Ichthyobdella Blainville 1827	keine festumrissene Gruppe, provisorische Vereinigung unklarer Formen
Illinobdella Meyer 1940	vorderer Saugnapf 0—1 Paar hinterer Saugnapf - - - - -
Johanssonia Selensky 1914	keine Augen
Malmiana Strand 1942*	vorderer Saugnapf bis zu 3 Paaren vord. Körperansatz 1 Paar? hinterer Saugnapf bis zu 14

Marsipobdella Moore 1952	keine Augen
Mysidobdella Selensky 1927	keine Augen
Myzobdella Leidy 1851	vorderer Saugnapf 1 Paar hinterer Saugnapf -----
Notobdella Benham 1909	vorderer Saugnapf 1 Paar hinterer Saugnapf -----
Notostomobdella Moore et Meyer 1951	keine Augen
Oceanobdella Caballero 1956*	vorderer Saugnapf 3 Paar hinterer Saugnapf größere Zahl
Ophibdella Van Beneden et Hesse 1863	möglicherweise die Jungtiere der Gattung *Pontobdella* (s. dort)
Ostreobdella Oka 1927	vorderer Saugnapf 1 Paar hinterer Saugnapf -----
Oxytonostoma Malm 1863	keine Augen
Ozobranchus Quatrefages 1832	vorderer Saugnapf 0—2 Paar hinterer Saugnapf -----
Parapontobdella Harant 1929	von *Pontobdella* nicht klar getrennte Gattung (s. dort)
Phyllobranchus Girard 1851	V
Phyllobdella Moore 1939	V
Piscicola Blainville 1818*	vorderer Saugnapf 0—2 Paar hinterer Saugnapf bis zu 16
Piscicolaria Whitman 1889	vorderer Saugnapf 1 Paar einzellig hinterer Saugnapf -----
Platybdella Malm 1863	vorderer Saugnapf 0—3 Paar hinterer Saugnapf -----
Podobdella Diensing 1850	unvollkommen beschrieben
Pontobdella Leach 1815*	vorderer Saugnapf viele einzelne Sinneszellen oder bis zu 2 Paar hinterer Saugnapf 0—14
Pontobdellina Harding 1927	nur einzelne Sinneszellen?
Pterobdella Kaburaki 1921	keine Augen
Pterobdellina Harding 1927	keine Augen
Sanguinothus De Silva et Burdon-Jones 1961	vorderer Saugnapf 3 Paar hinterer Saugnapf -----
Stibarobdella Leigh-Sharpe 1925	nur einzelne Sehzellen?
Trachelobdella Diensing 1850	vorderer Saugnapf 0—2 Paar hinterer Saugnapf -----
Trulliobdella Brinkmann 1948*	vorderer Saugnapf bis 9 Paar hinterer Saugnapf größere Anzahl

Von diesen Gattungen wurden bisher 6 lichtmikroskopisch untersucht:

Branchellion Savigny: Hesse 1897, Apathy 1902
Crangonobdella Selensky: Selensky 1923
Cystobranchus Diensing: Leydig 1861
Ozobranchus Quatrefages: Apathy 1897, Hesse 1897
Piscicola Blainville: Leydig 1861, Whitman 1886, Maier 1892, Hesse 1897
Pontobdella Leach: Hesse 1897, Apathy 1902

Ferner stellte Whitman (1886) die Gattungen *Branchelliopsis* und *Piscicolaria* auf und untersuchte die Augen dieser Egel. Er hat jedoch für beide Gattungen keine Artbeschreibungen geliefert, so daß seine Untersuchungsobjekte nicht zu identifizieren sind. Die Exemplare, die er bearbeitet hat, sind verschollen. Beide Gattungsbezeichnungen wurden daher bis zum Jahre 1940 als nomina nuda betrachtet. In diesem Jahr beschrieb Meyer einen neugefundenen Fischegel und stellte ihn in die Gattung *Piscicolaria*. Ob dies jedoch die Art ist, deren Augen Whitman untersucht hat, bleibt völlig offen. Die Einordnung der Ergebnisse Whitmans muß daher bis jetzt fraglich bleiben.

In den oben angeführten lichtmikroskopischen Untersuchungen wurde jeweils eine Art der einzelnen Gattungen mit folgendem Ergebnis bearbeitet:

Branchellion torpedinis Savigny:

Die Augen sind im dunklen Körperpigment verborgen und daher schwer aufzufinden. Während Leydig (1864) das Fehlen von Augen feststellt, nimmt Apathy (1890, zitiert nach Hesse 1897) an, es seien 3 Paar Augen auf dem vorderen Saugnapf vorhanden. Hesse (1897) beschreibt 2 unregelmäßige Pigmentwände, die im vorderen Saugnapf senkrecht zur Medianebene von der Epidermis zum Muskelparenchym ziehen. Vor und hinter dieser Pigmentwand liegen Sehzellen. In einem Falle hat Hesse vor der Pigmentschicht 8, dahinter 3 Sehzellen gezählt. In den Sinneszellen liegen ein einzelner oder mehrere runde Binnenkörper, die schwach eingedellt sein können.

Crangonobdella murmanica Selensky:

Diese Art besitzt auf dem vorderen Saugnapf 2 Paar Augen mit je 4—6 Sinneszellen und ein Paar mit jeweils nur einer Sinneszelle. Auch alle übrigen Augen — 14 auf dem hinteren Saugnapf und je 4 auf einigen Körpersegmenten — enthalten nur eine Sinneszelle.

Cystobranchus respirans Troschel:

2 Paar Augen liegen auf dem vorderen und 5 Paare auf dem hinteren Saugnapf. Jedes Auge enthält nach Leydig (1861) eine größere Zahl von Sinneszellen. Angaben über die Gestalt des Binnenkörpers fehlen.

Ozobranchus margoi Apathy:

Bei dieser Art treten nur auf dem vorderen Saugnapf 2 Augen auf. Nach Apathy (1897) enthält jedes Auge 9 Sinneszellen, die in einer Schicht angeordnet sind. In jeder Sinneszelle liegt ein eiförmiger Binnenkörper (Hesse 1897). Apathy stellte dicht unter der Oberfläche der Sinneszellen ein Fibrillennetz fest, das eine Neurofibrille in den Nervenfortsatz entsendet.

Pontobdella muricata L.:

Beide Saugnäpfe tragen eine größere Zahl von einzeln liegenden Sinneszellen ohne Pigmentbecher. Mehrere Binnenkörper von unregelmäßigen Umrissen umgeben den Kern dieser Zellen (Hesse 1897). Apathy (1897) fand in den Sinneszellen 2 verschiedene Neurofibrillennetze: ein grobmaschiges dicht unter der Zelloberfläche, und ein feinmaschiges, das den Kern umschließt. Beide Netze sind miteinander durch radiale Fibrillen verbunden. Das feinmaschige Netz entsendet eine Neurofibrille in den Nervenfortsatz.

Piscicola geometra L.:

Zur Gattung *Piscicola* gehören die nachstehend aufgeführten Arten:

Art	Zahl der Pigmentbecherocellen auf dem vorderen Saugnapf	hinteren Saugnapf
Piscicola geometra L. 1758	2 Paar	bis zu 16
P. punctata Verrill 1871	2 Paar	bis zu 12
P. salmositica Meyer 1946	2 Paar	bis zu 10
P. punctata Verrill 1871	2 Paar	keine
P. olivacea Harding 1920	2 Paar	keine
P. caeca Kaburaki 1921	keine	keine

Daneben werden noch 4 weitere Arten beschrieben, deren Zugehörigkeit zu dieser Gattung sehr unsicher ist. Whitman (1886) untersuchte eine *Piscicola*-Art, deren Artnamen er nicht angibt. Da der Gattungsname *Piscicola* zeitweilig auch für die Gattung *Cystobranchus* Verwendung fand, ist sein Untersuchungsobjekt nicht zu identifizieren. Seine Ergebnisse lassen sich daher auch nicht sicher einordnen. Alle übrigen Bearbeiter dieser Gattung, Leydig (1861), Maier (1892) und Hesse (1897), untersuchten *Piscicola geometra* L. Hesses Untersuchung ist die letzte und umfassendste. Ich habe deshalb seine Ausführungen als Grundlage für meine Arbeit benutzt.

Alle Beobachter stellen übereinstimmend fest, daß auf dem vorderen Saugnapf 2 Paar Augen und auf dem hinteren Saugnapf

5 Paare vorhanden sind. In diesen Augen liegen vorn etwa 20, hinten sehr viel weniger Sinneszellen. Die Sinneszellen enthalten einen großen, vielfach unterteilten Binnenkörper. —

In den Pigmentbecherocellen von *Branchellion, Ozobranchus* und *Piscicola* zeigen die Sinneszellen eine Polarität. Der Binnenkörper liegt stets in dem der Pigmentwand zugekehrten Zellteil, während der Nerv aus dem gegenüberliegenden, pigmentfernen Zellteil entspringt.

Maier (1892), Hesse (1897) und Apathy (1902) nehmen an, daß bei allen *Hirudineen* die innere Wand des Binnenkörpers einen Stiftchensaum trägt. Dieser Saum wurde unter den *Piscicoliden* bei *Ozobranchus* (Apathy 1897), *Piscicola* (Maier 1892) und *Pontobdella* (Apathy 1897) nachgewiesen.

Elektronenmikroskopisch wurde der Feinbau der Fischegelaugen bisher nicht untersucht. Derartige Untersuchungen wurden, wie bereits in der Einleitung erwähnt, bisher nur von Hansen (1961) an Vertretern verschiedener anderer *Hirudineen*familien durchgeführt. Die abschließende Tabelle II gibt einen Überblick darüber, welchen Familien die untersuchten Gattungen angehören.

Tabelle II

Übersicht über die bisher vorliegenden Untersuchungen des Feinbaus der Augen innerhalb der Familien der *Hirudinea.*

Ord. *Rhynchobdelliformes* Caballero 1952 (= *Rhynchobdellae* Blanchard 1894)
1. Familie *Glossiphoniidae* Vaillant 1890
   26 Gattungen, davon untersucht: 2
2. Familie *Piscicolidae* Johnston 1865 (= *Ichthyobdellidae* Apathy 1888)
   44 Gattungen, davon untersucht: 1

Ord. *Gnathobdelliformes* Caballero 1952 (= *Gnathobdellae* Blanchard 1894)
3. Familie *Hirudidae* Pinto 1921
   Unterfamilie *Hirudinea* Pinto 1921
   22 Gattungen, davon untersucht: 1
   Unterfamilie *Haemopinae* Ringuelet 1954
   1 Gattung, untersucht
4. Familie *Haemadipsidae* Blanchard 1893
   8 Gattungen, davon untersucht: keine

Ord. *Pharyngobdelliformes* Caballero 1952 (= *Pharyngobdellae* Johansson 1913)
5. Familie *Erpobdellidae* Moore 1924
   17 Gattungen, davon untersucht: 1
6. Familie *Semiscolecidae* Scriban et Autrum 1934
   4 Gattungen, davon untersucht: keine
7. Familie *Trematobdellidae* Johansson 1913
   5 Gattungen, davon untersucht: keine
8. Familie *Americobdellidae* Caballero 1956 (= *Cardeidae* Ringuelet 1944)
   1 Gattung, nicht untersucht
9. Familie *Xerobdellidae* Ringuelet 1954 (= *Diectecostomidae* Ringuelet 1953)
   2 Gattungen, davon untersucht: keine

III. Material und Technik

A. Die Auswahl des Objekts

Im deutschen Gebiet kommen mehrere meeres- und zwei süßwasserbewohnende Gattungen der *Piscicolidae* vor. Die Meeresformen schieden von vornherein aus der Betrachtung aus, da ihre Beschaffung nur an Bord eines Forschungsschiffes möglich gewesen wäre. Von den Süßwassergattungen *Cystobranchus* Diensing 1859 und *Piscicola* Blainville 1818 tritt nur *Piscicola* in größeren Mengen in Deutschland auf. Daher kam für eine Untersuchung nur diese Gattung mit ihrer einzigen deutschen Art *Piscicola geometra* L. in Betracht. Doch auch diese Art kommt in den Gewässern Westberlins kaum noch vor. Während einer mehrjährigen intensiven Suche konnten mehrere Beobachter unseres Institutes nur ein Tier im Westberliner Stadtgebiet auffinden. Die Gründe für den Rückgang der Art sind unbekannt. Ganz allgemein ist jedoch seit etwa 10 Jahren eine erschreckende Verarmung der Fauna Berlins festzustellen. Es handelt sich bei dem Rückgang der Fischegel also nicht um eine Einzelerscheinung, sondern um einen Vorgang, von dem auch viele andere Tierarten betroffen werden[2].

Piscicola geometra erwies sich auch insofern für die Untersuchung als geeignet, als die Tiere einen Postversand unter günstigen Bedingungen überstehen. Hierbei werden die Egel am besten in einem festgeschlossenen Gefäß ohne Wasser zwischen feuchten Wasserpflanzen verpackt. Bei längerer Transportdauer tragen immer einige Tiere Schäden davon. Diese Tiere leben zwar noch einige Tage, erholen sich jedoch nicht. Ich habe die Augen solcher Egel fixiert und geschnitten. Dabei habe ich festgestellt, daß die Pigmentbecher und Sinneszellen zerstört oder völlig aufgelöst waren. Diese Bildungen zersetzen sich also bereits an einem geschädigten, aber noch lebenden Tier.

Bei der Haltung der Egel muß darauf geachtet werden, daß das benutzte Wasser möglichst chlorfrei ist und die Aquarien nicht zu stark beleuchtet werden. Bei der Fütterung der Egel an kleinen Karpfen und Schleien (Länge 10—15 cm) traten immer wieder Verluste auf. Die vollgesogenen Egel bewegen sich nur träge. Sie verlassen den Futterfisch und werden dann leicht von ihm gefressen. Um diese Verluste zu vermeiden, wurden die Augen neueintreffender Egel möglichst schnell herauspräpariert und fixiert.

B. Die elektronenmikroskopischen Untersuchungsmethoden

Die Egel wurden mit 0,2 %iger Chloreton-Lösung leicht betäubt. Mit feinen, aus Rasierklingenstückchen hergestellten Messern und angeschliffenen Insektennadeln der Nr. 1 habe ich dann die Augen des Vorder- und Hintersaugnapfes einzeln herauspräpariert. Hierbei zeigte sich folgende Schwierigkeit: Bei der Betrachtung unter dem Binokular sind die Augen an ihrem dunkelbraunen Pigmentbecher zu erkennen. Diese Pigmentbecher haben auf dem Vordersaugnapf einen Durchmesser von ca. 0,3 mm und sind durch diese Größe, wie auf S. 133 näher ausgeführt wird, klar von den übrigen Pigmentflecken dieses Saug-

---

[2] Die vorliegende Arbeit wurde nur durch die freundliche Hilfe von Herrn Dr. Denzer und Herrn Prof. Wunder möglich, die das Untersuchungsmaterial aus Westdeutschland übersandten und denen ich für ihre Unterstützung herzlich danke.

napfes zu unterscheiden (s. Abb. 1). Auf dem Hintersaugnapf dagegen haben die Pigmentbecher nur einen Durchmesser von höchstens 0,1 mm. Sie liegen in einer charakteristischen Anordnung in der Hell-Dunkel-Zeichnung dieses Saugnapfes (s. Abb. 2). Die gesamte Körperzeichnung, und so auch die Zeichnung des Saugnapfes, ändert sich in ihrer Intensität sehr stark und hängt von der Stärke der herrschenden Beleuchtung ab. Bei großer Helligkeit färben sich die Tiere durch maximale Expansion der sternförmigen braunen Chromatophoren dunkel. Bei einer Haltung im Dunkel dagegen sind die Egel sehr bleich, da sich dann die Chromatophoren sehr stark kontrahieren. Hierdurch entsteht eine große Anzahl von kleinen Pigmentansammlungen, die in ihrer Größe kaum oder gar nicht von den Pigmentbechern der Sinneszellen unterschieden werden können. (Hieraus erklärt sich wahrscheinlich die Tatsache, daß die Zahl der Pigmentbecherocellen auf den hinteren Saugnäpfen der *Piscicola*-Arten bei den einzelnen Autoren verschieden angegeben wird.)

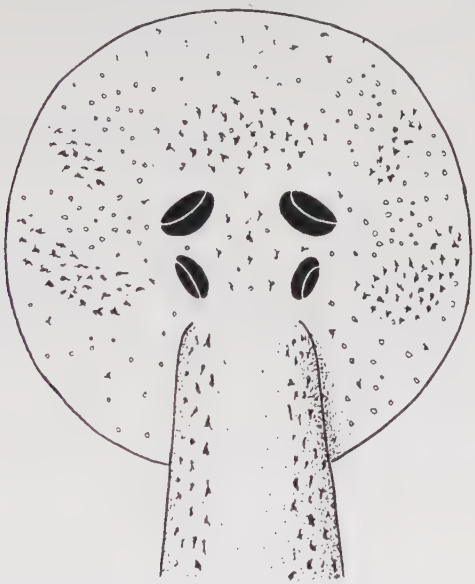

Abb. 1. Anordnung der Pigmentbecherocellen auf dem vorderen Saugnapf von *Piscicola geometra* L. Die Augen öffnen sich schräg zu den Kardinalebenen des Körpers und des Saugnapfes nach vorn bzw. nach hinten.

Bei der Präparation der hinteren Augen wurde also das Tier zunächst etwa 15 Minuten lang hellem Licht ausgesetzt. Die dunkelbraunen Chromatophoren dehnen sich dabei schnell aus. Die Pigmentkörner in ihnen verteilen sich auf eine größere Fläche; die Chromatophoren erscheinen nun heller. Man kann sie so besser von den unverändert bleibenden Pigmentbechern der Augen unterscheiden. Jedoch konnte auch mit dieser Methode nicht jedes Auge des hinteren Saugnapfes erfaßt werden, da der hintere Saugnapf an der Oberfläche und in den tieferen Geweben sehr viel stärker als der vordere pigmentiert ist und die Unterscheidung dadurch manchmal unmöglich wird.

Die Fixierung der Gewebestücke erfolgte bei ca. + 6° C im Kühlschrank. Zur Entwässerung wurden die Objekte über 70 %igen und 90 %igen in absoluten Alkohol gebracht, der nochmals gewechselt wurde.

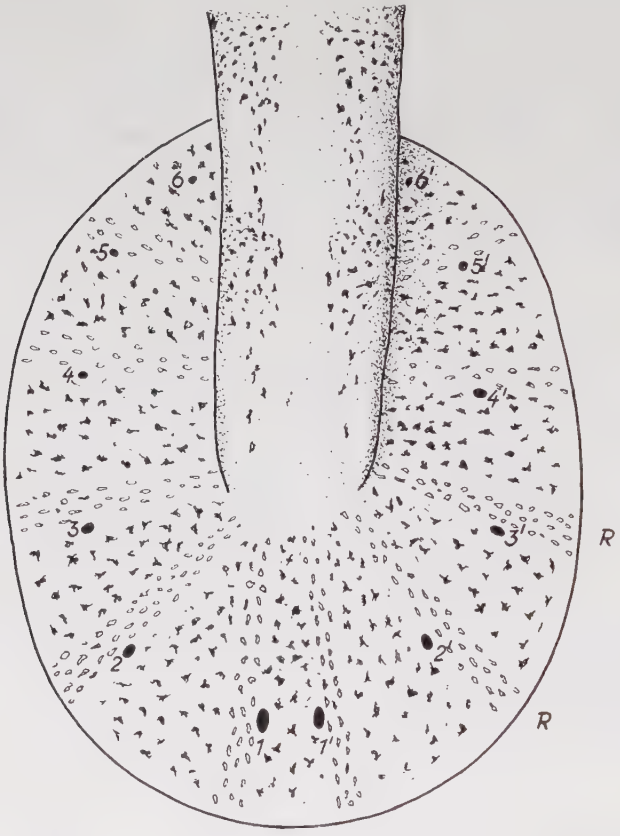

Abb. 2. Anordnung der Pigmentbecherocellen auf dem hinteren Saugnapf von *Piscicola geometra* L. Die sternförmigen dunklen Chromatophoren sind etwa maximal expandiert gezeichnet. Es sind 6 Augenpaare (1—6) auf dem Saugnapf zu erkennen, die caudad dicht an den Radien (R) aus weißem Pigment stehen.

Folgende Fixierungsmethoden wurden verwendet:

1. Gepufferte, isotonische 0,67 %ige Osmiumtetroxydlösung nach Sjöstrand (1955).

   Hierbei wurde mit einer 1 %igen Lösung von Phosphorwolframsäure in 70 %igem Alkohol nachkontrastiert (nach Wohlfahrt-Bottermann 1956).

   Bei dieser Fixierung war die Anordnung der Zellen relativ gut erhalten. Mikrovilli und Mitochondrien waren jedoch meist stark blasig verquollen.

2. Gepufferte, isotonische 1%ige Osmiumtetroxyd-Lösung nach P a l a d e (1952). Auch hierbei habe ich mit der unter 1 angegebenen Phosphorwolframsäure-Lösung nachkontrastiert.
   Mit dieser Fixierung habe ich die relativ besten Ergebnisse erzielt. Sowohl die Gesamtkontrastierung wie auch die Erhaltung der Mikrovilli war hierbei am besten, wenn auch nicht vollkommen.
3. Gepufferte, 0,6%ige Kaliumpermanganat-Lösung nach L u f t (1956)
   Diese Fixierung habe ich erst nach der unter 4 beschriebenen Kombination von Gemischen benutzt. Ich wollte feststellen, ob die dort beobachteten Schäden allein vom Kaliumpermanganat hervorgrufen werden. Dies ist offenbar der Fall, denn auch mit Kaliumpermanganat allein traten die gleichen Schäden auf (s. unter 4). Bei etwa 0° C war die Wirkung des Kaliumpermanganates auf das Gewebe oft so heftig, daß ein Teil der Gewebsblöckchen während der Fixierung völlig zerstört wurde.
4. Kombination der Fixierung 1 und 3* (nach H a n s e n 1961).
   Hierbei wurde bei 0° C zunächst 90 bis 120 Minuten lang in Kaliumpermanganatlösung nach L u f t fixiert, danach kurz mit 0,4%iger Kochsalzlösung gewaschen und dann mit Osmiumtetroxyd-Lösung nach S j ö s t r a n d 120 bis 150 Minuten lang nachfixiert. Das Gewebe war hierbei so zertrümmert, daß weder die Umrisse der Sinneszellen noch die Anordnung der Mikrovilli zu erkennen waren. H a n s e n dagegen erhielt gerade nach Anwendung dieses Verfahrens sehr gut fixierte Mikrovilli. Das zeigt, daß sich selbst nahe verwandte Objekte bei der Fixierung sehr verschieden verhalten können.

Zur Einbettung wurde ein Gemisch von 19 Teilen Butyl-Methacrylat und einem Teil Methyl-Methacrylat benutzt, das sich nach den Erfahrungen von H a n s e n (1961) für die vorliegenden stark pigmentierten Objekte am besten eignet. Das Polymerisieren des Gemischs im Wärmeschrank bei + 60° C nahm etwa 24 Stunden in Anspruch. Durch eine Verwendung von vorpolymerisiertem Einbettungsgemisch wurden keine besseren Ergebnisse erzielt.

Zum Schneiden der Objekte wurde ein Porter-Blum-Mikrotom mit mechanischem Vorschub verwendet. Zur Herstellung der Messer diente Spezialglas der Firma Schott. Beim Zuschneiden der Blöckchen für das Mikrotom konnte eine Orientierung nur an den Pigmentbechern erfolgen. Da diese Pigmentbecher sehr unregelmäßig geformt sind, war eine Ausrichtung des Objektes zur Erzielung bestimmter Schnittebenen nur selten möglich.

Die sehr harten Pigmentkörner wurden beim Schneiden oft herausgerissen und von der Messerschneide durch den Schnitt geschoben. Sie verursachen so starke Zerreißungen und erschweren dadurch das Schneiden erheblich. Dies war besonders dann der Fall, wenn der Pigmentbecher von oben her (s. Abb. 3) angeschnitten wurde. Die Pigmentzellen liegen dann dicht unter der Oberfläche des Blöckchens. Das Messer trifft diese Zellen bei jedem Schnitt zuletzt. Da nur sehr wenig oder gar kein Plexiglas auf die Pigmentzelle folgt, bricht die Schneide besonders leicht Pigmentkörner aus den Zellen heraus. Diese Pigmentkörner haften dann an der Messerschneide und zerstören die folgenden Schnitte.

Die elektronenmikroskopischen Untersuchungen wurden an einem Elmiskop II ausgeführt. Es wurde mit 60 kV gearbeitet; zur Herstellung der Aufnahmen dienten Perutz-Kontrastplatten.

Überblick über das verarbeitete Material

Die nachstehende Aufstellung gibt einen Überblick über die Zahl der untersuchten Objekte, über Schnitt- und Aufnahmezahlen und die Zahl und Herkunft der endgültig verwendeten Aufnahmen.

Die untersuchten Egel stammten von verschiedenen Fundorten. Es wurden Tiere sehr verschiedener Größe, also sicher verschiedenen Alters, untersucht.
Es wurden benutzt

a) für elektronenmikroskopische Untersuchungen 15 Tiere
b) für lichtmikroskopische Untersuchungen 5 Tiere

Von den unter a) genannten Tieren wurden gewonnen

55 Augen des vorderen Saugnapfes
137 Augen des hinteren Saugnapfes

Zur Einbettung gelangten

32 Augen des vorderen Saugnapfes
74 Augen des hinteren Saugnapfes

106 eingebettete Augen

Geschnitten wurden 46 Blöcke.

Die Zahl der zum Auffangen der Schnitte verbrauchten Netzblenden betrug 673. Diese Netzblenden trugen ca. 13 500 Einzelschnitte.

Insgesamt wurden 550 Aufnahmen angefertigt, von denen 25 der Arbeit beigefügt sind. Die für das Ergebnis der Arbeit wesentlichen Aufnahmen stammten von 13 Tieren (16 Blöcken, 23 Netzblenden). Von diesen Aufnahmen entfiel ein etwa gleicher Anteil auf jedes der 13 Tiere.

C. Die verwendete Nomenklatur und Terminologie

In dieser Arbeit wurde die von Caballero 1956 revidierte Nomenklatur der Hirudineengattungen benutzt, die in den neueren Veröffentlichungen

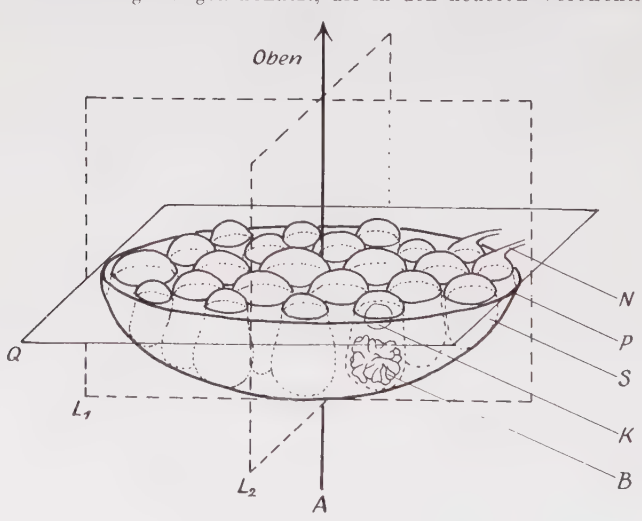

Abb. 3. Schematische Darstellung eines Pigmentbecherocellus und der Hauptschnittebenen. L_1, L_2 = Längsschnittebenen der Sinneszellen, Q = Querschnittsebene der Sinneszellen, A = Augenachse, B = Binnenkörper, K = Kern der Sinneszelle, N = Nervenfortsatz der Sinneszelle, P = Pigmentbecher, S = Sinneszelle.

über diese Familie weitgehend verwendet wird und auch bei Neubeschreibungen innerhalb dieser Gruppe Anwendung findet.

In der Terminologie der Pigmentbecherocellen wurden die von Hansen (1961) gebrauchten Bezeichnungen übernommen, um den Vergleich mit dieser Arbeit zu erleichtern. Demzufolge wird die Richtung, nach der sich der Pigmentbecher öffnet, als oben bezeichnet (s. Abb. 3). Die Augenachse steht im Zentrum des Pigmentbechers senkrecht auf der Becherwand. Im Pigmentbecher stehen aufrecht die Sinneszellen, die in ihrem oberen Teil den Zellkern enthalten. Der obere, pigmentbecherferne, kernnahe Pol der Sinneszellen trägt den Nervenfortsatz. Im unteren, dem Pigmentbecher nahen Teil der Sinneszellen befindet sich der Binnenkörper. Die blind geschlossenen, dicht stehenden Plasmaausstülpungen in das Innere der Binnenkörper werden als Mikrovilli bezeichnet.

Die Achsen der Augen von *Piscicola* stehen schräg auf jeder der Kardinalebenen des Egelkörpers. Daher werden die Schnittebenen auf die Stellung der Sinneszellen im Pigmentbecher bezogen. Als Längsschnitte werden Schnitte in Richtung der Augenachse, als Querschnitte Schnitte senkrecht zur Augenachse bezeichnet.

IV. Histologischer Aufbau der Pigmentbecherocellen

A. Die Lage der Pigmentbecherocellen

Der Fischegel *Piscicola geometra* L. trägt auf seinem vorderen Saugnapf 4 Pigmentbecherocellen von ovaler, flach schlüsselförmiger Gestalt. Die Pigmentbecher des vorderen Paares öffnen sich schräg nach vorn, die des hinteren Augenpaares schräg nach hinten. Die Augen des vorderen Saugnapfes haben im Durchschnitt einen Durchmesser von 0,2—0,3 mm. Die Pigmentbecher sind klar von anderen Pigmentanhäufungen der Körperoberfläche zu unterscheiden (s. Abb. 1).

Der hintere Saugnapf ist durch weiß pigmentierte Radien ausgezeichnet, deren Anzahl schwankt (s. Abb. 2). Die Räume zwischen diesen Radien sind mit großen dunklen, sternförmigen Pigmentzellen durchsetzt, die zum Körperstamm hin in dichterer Anordnung auftreten. In den älteren Veröffentlichungen und auch bei Hesse (1897) findet sich die Angabe, daß der hintere Saugnapf 5 Paar Augen trägt. Die Paarigkeit der Augen kann ich bestätigen. Die Augen stehen stets caudad dicht an den erwähnten Radien. Dadurch treten in dem Raum zwischen den beiden medianen Radien 2 Augen auf, während in den übrigen Zwischenräumen nur ein Pigmentbecherocellus zu finden ist. Die jeweils zu einem Paar gehörenden Augen sind in Abb. 2 markiert. Die Pigmentbecher des medianen und der beiden benachbarten Augenpaare haben einen

Durchmesser von etwa 0,1 mm. In den dorsalen Bereichen des Saugnapfes, die zur Bauchseite des Egels hin liegen, nimmt die Größe der Pigmentbecher ab. Ihr Durchmesser liegt hier unter 0,1 mm. Bei der auf S. 129 beschriebenen maximalen Kontraktion der Körperpigmentzellen sind diese kleinen Pigmentbecher nicht mehr mit Sicherheit von den kontrahierten Pigmentzellen des Saugnapfes zu unterscheiden. Diese Erscheinung erklärt, warum die Zahl der Augen auf dem hinteren Saugnapf bei den *Piscicola*-Arten stets unterschiedlich angegeben wird. Nur für *Piscicola geometra* werden stets 5 Augenpaare angegeben. Ich fand jedoch eine unterschiedliche Zahl von Augen. An 12 wahllos herausgegriffenen Tieren konnte ich bei 12facher Lupenvergrößerung folgende Augenzahlen feststellen:

vorderer Saugnapf:	4 Augen bei	12 Tieren
hinterer Saugnapf:	9 Augen bei	2 Tieren
	10 Augen bei	1 Tier
	11 Augen bei	3 Tieren
	12 Augen bei	4 Tieren
	13 Augen bei	1 Tier
	15 Augen bei	1 Tier

Begnügt man sich bei der Feststellung der Zahl der Augen auf dem hinteren Saugnapf mit dem äußeren Eindruck, so gilt auch für *Piscicola geometra*, daß die Zahl der Augen schwankt, und daß sie 10 meist übersteigt. Wie lichtmikroskopische Untersuchungen zeigten, kann sie noch größer sein, als hier angegeben (s. S. 143).

B. Der Bau der Pigmentbecherocellen des vorderen Saugnapfes

In den Pigmentbechern der Augen des vorderen Saugnapfes fand Hesse (1897) ca. 20 Sinneszellen von der Gestalt abgestutzter Kegel, die in einer Schicht angeordnet waren. Die Höhe dieser Kegel kann sehr verschieden sein. Einzelne Kegel können sehr viel höher als breit, andere breiter als hoch sein. Die Hauptachse aller Sinneszellen steht senkrecht zur Pigmentbecherwand. Die Zellen des Pigmentbechers erstrecken sich z. T. weit zwischen die Sinneszellen und enthalten kleine Kerne. Die Pigmentzellen sind im Gegensatz zu den ektodermalen Sinneszellen mesodermaler Herkunft.

Zum Bau der Sinneszellen macht Hesse folgende Angaben: Der pigmentferne, obere Teil der Sinneszellen ist mit einem dich-

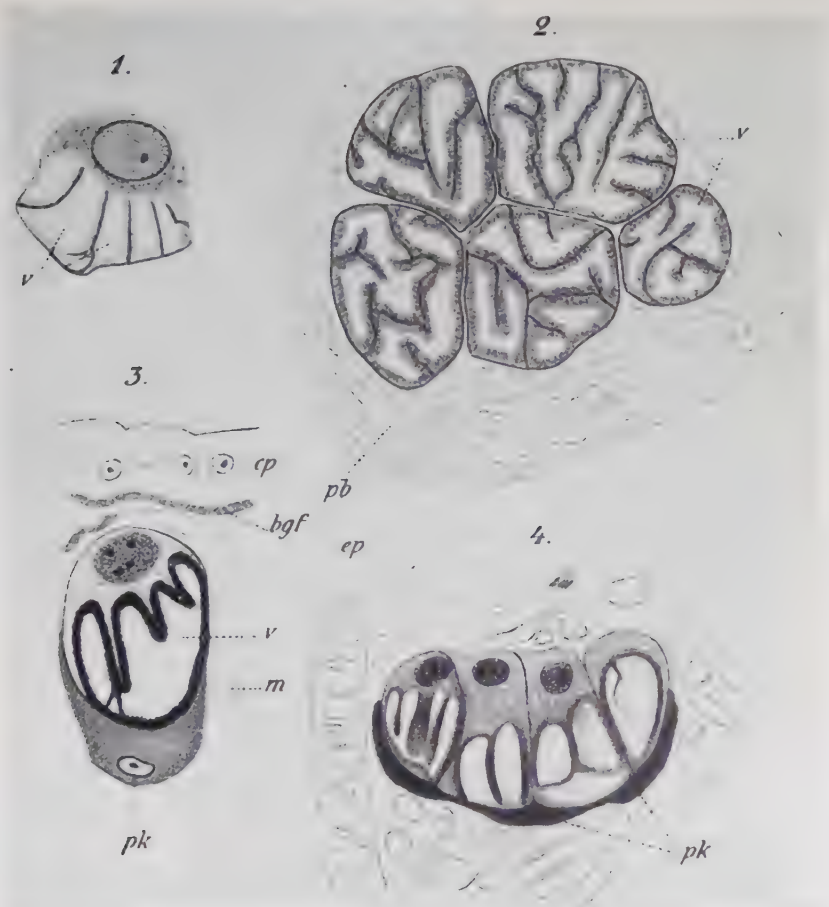

Abb. 4. Reproduktion der Originalabbildungen von Hesse (1897) *(Piscicola piscium* RÖS. = *P. geometra* L.)

Fig. 1. Sehzelle aus dem Auge von *Piscicola piscium.* Fig. 2. Schnitt durch das Auge von *Piscicola piscium* senkrecht zur Augenachse. Es sind die unteren Teile von 5 Sehzellen quergeschnitten. Fig. 3. Sehzelle aus dem Auge einer jüngeren *Piscicola piscium.* Fig. 4. Axialer Schnitt durch ein Auge von *Piscicola piscium.* Abkürzungen: v = Vakuole, ep = Epidermis, bgf = Blutgefäß, m = Muskel, pk = Kern einer Pigmentzelle, pb = Pigmentbecher.

ten, netzfaserigen Plasma ausgefüllt, von dem bei jungen Tieren viel, bei alten Tieren oft fast gar nichts vorhanden ist. In diesem Plasmabereich liegt ein großer Kern, der einen oder mehrere Nukleoli enthält. Der obere Teil der Sinneszellen ist in einen Nervenfortsatz ausgezogen. Der gesamte pigmentnahe, untere Teil der Sin-

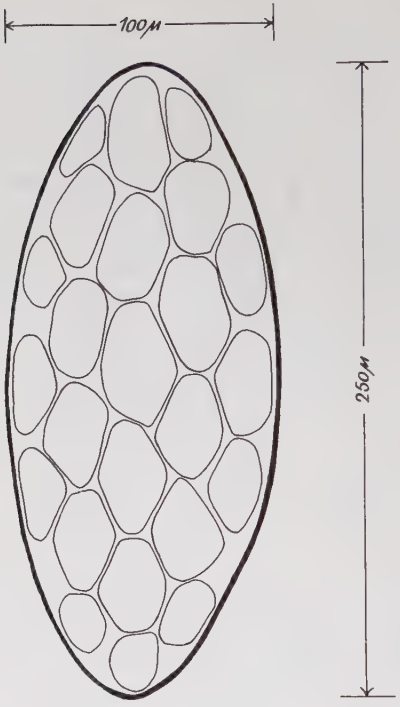

Abb. 5. Schematische Darstellung der Anordnung der Sinneszellen im Pigmentbecher der Augen des vorderen Saugnapfes (Aufsicht auf Abb. 3).

neszellen wird vom Binnenkörper eingenommen (s. Abb. 4, Fig. 1, 3, 4).

Diese Angaben Hesses konnte ich zu einem großen Teil bestätigen.

Die Pigmentbecherocellen sind so groß, daß es bei der elektronenmikroskopischen Untersuchung schwer ist, ein Übersichtsbild zu erhalten. Die Maschengröße der benutzten Blenden betrug 80 µ. Sie ließ keine Gesamtaufnahme von Schnitten durch den Pigmentbecher längs der Ebene L_1 und L_2 zu, da die große Achse des Pigmentbechers eine Länge von ca. 250 µ hat, während die der kleinen Achse etwa 100 µ beträgt. Das Schnittbild in der Ebene L_2 (s. Abb. 6) mußte daher aus mehreren Aufnahmen dicht aufeinander folgender Schnitte rekonstruiert werden. Es ergibt sich, daß in der L_2-Ebene im allgemeinen 4 Sinneszellen nebeneinander liegen. In

Abb. 6. Schnitt durch ein Auge des vorderen Saugnapfes in der Ebene L_2; aus Aufnahmen dicht aufeinander folgender Schnitte rekonstruiert. 3 Sinneszellen sind in ihrer größten Ausdehnung getroffen, die 4. (rechts außen) nur seitlich angeschnitten. Die Binnenkörper (B) sind stark vergrößert. Alle Sinneszellen zeigen am pigmentfernen Pol eine Membrankappe (MK). Die birnenförmige Gestalt der Sinneszellen ist gut zu erkennen.

gleicher Weise konnte festgestellt werden, daß in der L_1-Ebene 5—6 Sinneszellen hintereinander angeordnet sind. Aus diesen Befunden wurde die in Abb. 5 wiedergegebene Anordnung der Sinneszellen innerhalb des Pigmentbechers rekonstruiert. Die Gesamtzahl von 24 Sinneszellen stimmt recht gut mit der von Hesse angegebenen Zahl von etwa 20 Sinneszellen je Pigmentbecherocellus überein.

Die Sinneszellen werden von einem gut ausgebildeten Pigmentbecher umschlossen, dessen Wand keine Löcher ausweist. Sie hat meist eine Dicke von 40 μ und besteht aus einer großen Zahl von Pigmentzellen. Die Grenzen zwischen den einzelnen Pigmentzellen lassen sich schwer verfolgen. Die Kerne der Pigmentzellen liegen häufig an der äußeren Wand des Pigmentbechers. Die Sinneszellen sind in einer Schicht im Pigmentbecher angeordnet. Ihre Achsen stehen mehr oder weniger senkrecht zur Pigmentwand. Man kann die Anordnung der Sinneszellen am besten mit der stehender Birnen in einer flachen Schüssel vergleichen. Dieser Vergleich gibt auch die Gestalt der Sinneszellen recht gut wieder. Der Binnenkörper befindet sich im unteren, bauchigen Teil der Sinneszelle. Im oberen, spitzen Teil liegt der große Kern, der mehrere Nukleoli enthält.

Hesse beschreibt einzelne Sinneszellen, bei denen der obere Zellteil einen größeren Durchmesser hatte als der untere, den Binnenkörper enthaltende Teil der Zelle. Ich fand, daß die am Rande des Pigmentbechers stehenden Sinneszellen oft stark deformiert, gleichsam verquetscht sind. Sie können auch die von Hesse beschriebene Form haben.

Hesse gibt an, daß im Inneren der Sinneszellen der pigmentferne Teil durch ein dichtes, netzfaseriges Plasma ausgefüllt ist, dessen Menge bei alten Tieren abnimmt. Auch ich habe, wie gesagt, Tiere sehr verschiedener Größe, also sicher verschiedenen Alters untersucht. Ich konnte dabei aber den angegebenen Unterschied nicht feststellen.

Den nun folgenden Befunden möchte ich einige Bemerkungen vorausschicken. Zum Begriff der primären Sinneszelle gehört der Nervenfortsatz. Was Hansen (1961) über Nervenfortsätze aussagen konnte, mußte zweifelhaft bleiben. Ich selbst habe aus naheliegenden technischen Gründen (s. S. 157) nicht erwartet, auf meinen Aufnahmen Nervenfortsätze identifizieren zu können. In der Tat kann ich nicht behaupten, Nervenfortsätze festgestellt zu haben.

Hesse hingegen glaubt, sich an den Augen verschiedener Egelarten und so auch beim Fischegel von der Existenz von Nervenfortsätzen überzeugt zu haben, und die vorhandenen Abbildungen des Zentralnervensystems bzw. des Gehirns von Hirudineen zeigen Augennerven, die in jeweils verschiedener Zahl und Anordnung Gehirn und Augen miteinander verbinden.

So gehe ich, obwohl ich selbst Nervenfortsätze nicht identifizieren konnte, von der Voraussetzung aus, daß sie existieren. Wenn ich also im folgenden von besonderen Membranstrukturen am Übergang vom Zellkörper zum Nervenfortsatz rede, so habe ich de facto nur den einen Teil des Ganzen, den Zellkörper, nicht aber den Nervenfortsatz gesehen.

Über den oberen Sinneszellpol schreibt Hesse: „Die Zelle zieht sich hier zu einem Nervenfaden aus, und die Nervenfäden der einzelnen Zellen bilden zusammen den Sehnerv, der zum Gehirn läuft." Über die Struktur und die genaue Lage dieser Nervenfortsätze macht er keine Angaben. Lediglich in einer Zeichnung laufen 2 Sinneszellen am oberen Ende in vage angedeutete Fortsätze aus (s. Abb. 4, Fig. 4).

Bei der elektronenmikroskopischen Untersuchung stellte sich heraus, daß sich an dem entsprechenden Pol der Sinneszelle eine mehrschichtige, kappenartige Membran findet, die meist einen spitz auslaufenden Fortsatz der Sinneszelle umgibt. Diese Membran könnte eine Umhüllung der Region der Sinneszelle sein, aus der der Nervenfortsatz seinen Ursprung nimmt. Leider konnte ich in der zur Verfügung stehenden Literatur keine Untersuchungen über den Bau von Nervenfortsätzen vergleichbarer, primärer Sinneszellen finden. Offenbar ist bisher nicht bekannt, ob derartige Nervenfortsätze von einer Membran oder Scheide umhüllt werden, ferner auch unbekannt, ob eine derartige Membran bereits auf der Oberfläche der Sinneszelle ansetzen kann. Diese Membran wurde jedoch nur und stets im oberen, kernnahen Bereich der Sinneszellen gefunden (s. Abb. 6, 7, 8).

In einem anderen Zusammenhang habe ich, allerdings nur von einem hinteren Saugnapf, eine lichtmikroskopische Schnittserie angefertigt und zur Herstellung eines Modells eines Pigmentbecherocellus benutzt (s. S. 142). Auch an dieser Serie zeigte sich, daß *alle* Sinneszellen am oberen Ende in einen etwa zentrisch stehenden

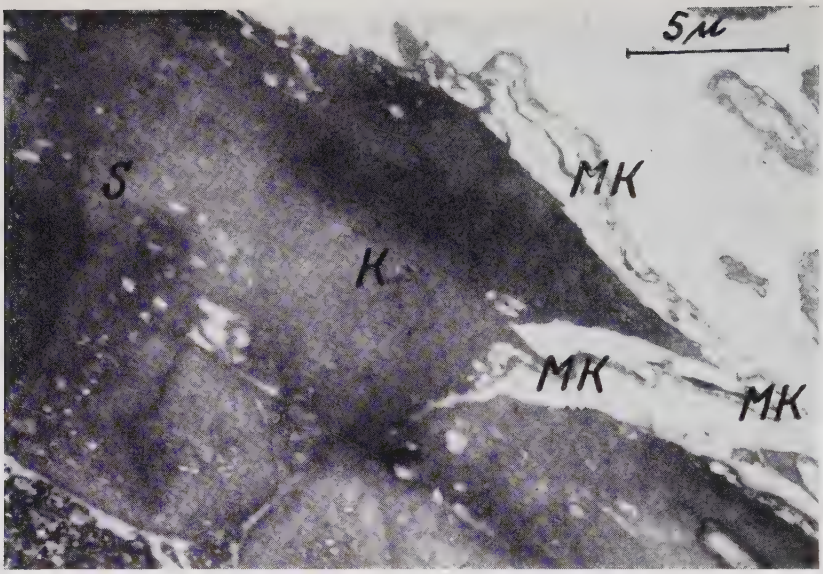

Abb. 7. Auge des vorderen Saugnapfes; Schrägschnitt in Ebene L_1. Die linke Sinneszelle (S) zeigt scharf abgegrenzt die Membrankappe (MK) oberhalb der Kernregion (K).

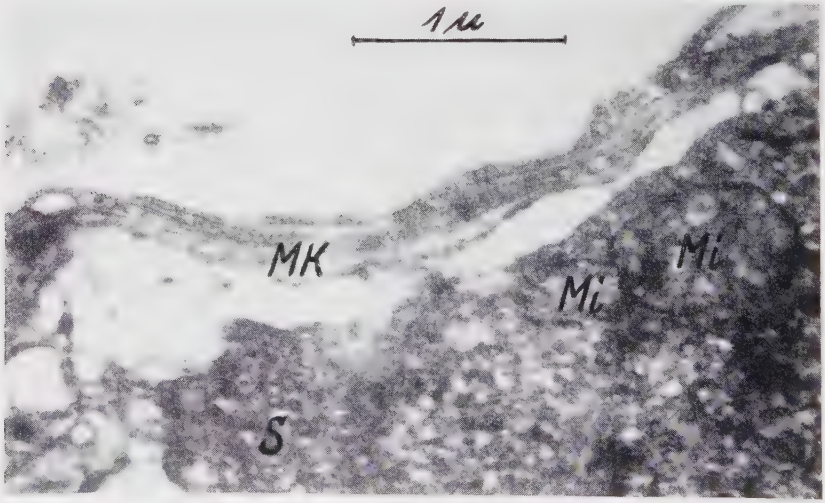

Abb. 8. Auge des vorderen Saugnapfes. Ausschnitt aus der mehrschichtigen Membrankappe (MK) einer Sinneszelle (S). (Mi = Mitochondrien).

Fortsatz ausgezogen sind, der mit der soeben beschriebenen Membranregion identisch ist (s. Abb. 9).

Eine endgültige Deutung dieser Strukturen ist bisher nicht möglich. Es kann nur die Vermutung geäußert werden, daß diese Strukturen mit einem Übergang der Sinneszelle in den Nervenfortsatz in enger Verbindung stehen, da sie stets und nur an dem Pol der Zelle aufgefunden werden konnten, an dem dieser Übergang stattfinden muß.

Nach den heutigen Kenntnissen löst ein auf eine Sinneszelle wirkender Reiz in dieser als primären Vorgang den Aufbau eines Generatorpotentials aus, dessen Größe der Reizgröße proportional ist. Überschreitet das Generatorpotential einen bestimmten Wert, so kommt es zur Entstehung und Weitergabe von Impulsserien in den ableitenden Nervenfasern, d. h. also zu einer Erregungsleitung. Über den eigentlichen Verknüpfungsprozeß zwischen dem Reiz und dem Aufbau des Generatorpotentials herrscht noch Unklarheit. Es wird angenommen, daß dieser Vorgang bei der optischen Sinneszelle an die Membransysteme der Mikrovilli gebunden ist. Von dem fortgeleiteten Potential ist bekannt, daß es erst in einigem Abstand von den Strukturen, an die die Entstehung des Generatorpotenials geknüpft ist, und häufig erst in den Nerven seinen Ursprung nimmt.

Im vorliegenden Fall ist demnach anzunehmen, daß das Generatorpotential im unteren Bereich der Sinneszelle, im Binnenkörperteil entsteht. Die erregungsleitenden Strukturen sind im Bereich des binnenkörperfernen Zellpols zu suchen, also im Bereich des Fortsatzes oberhalb der Kernregion der Zelle. Außer den genannten Membranhüllen konnte hier jedoch nichts aufgefunden werden, was als Nervenfortsatz gedeutet werden könnte. Gleichwohl kann man es nach der Vorbemerkung nur so deuten, daß diese Membranstrukturen mit dem Wurzelbereich der erregungsleitenden Strukturen in einem Zusammenhang stehen.

Strukturen, die den Neurofibrillennetzen, die A p a t h y beschreibt (s. S. 126), entsprechen, habe ich nicht gefunden. Ganz allgemein haben sich die Neurofibrillen der Lichtmikroskopiker in elektronenmikroskopischen Untersuchungen nicht bestätigen lassen. Man hat allerdings in den Nervenzellen (auch in Sinneszellen?) der verschiedensten Objekte Filamente von 100—250 Å Durchmesser gefunden, die man für das Correlat der Neurofibrillen hält. Man glaubt, daß diese Filamente sich bei den Fixierungen für das Lichtmikro-

skop zu den viel gröberen Neurofibrillen zusammenlegen (Hyden 1960, p. 253—254).

C) Der Bau der Pigmentbecherocellen des hinteren Saugnapfes

Den Bau der Augen des hinteren Saugnapfes und der Sinneszellen dieser Augen beschreibt Hesse (1897) nicht im einzelnen. Er sagt nur: „Zwischen den Augen des Mund- und des Endsaugnapfes konnte ich keine Unterschiede im Bau wahrnehmen". Ferner bemerkt Hesse noch, daß den Augen des Endsaugnapfes bisweilen der Pigmentbecher fehlt. Auch über die Innervierung der Augen des hinteren Saugnapfes finden sich in der Literatur keine speziellen Angaben*. Hanström (1928) schreibt zwar, „wenn Augen vorhanden sind, werden sie auch vom Gehirn innerviert (p. 298)". Da er diese Bemerkung aber bei der Behandlung des vorderen Körperabschnittes macht, bleibt unklar, ob dies auch für den hinteren Saugnapf gelten soll oder ob hier die Innervierung von dem sehr großen Analganglion aus erfolgt, wie man vermuten möchte.

Die Untersuchung der Augen des hinteren Saugnapfes machte aus 2 Gründen besondere Schwierigkeiten:

1. Die Pigmentbecher vieler Augen sind, wie auf S. 129 ausgeführt, etwa so groß wie Pigmentansammlungen, die dicht daneben liegen, und nicht mit Sicherheit davon zu unterscheiden.
2. Der hintere Saugnapf trägt an so vielen Stellen Augen und ist so groß, daß es unmöglich ist, mehrere Exemplare davon in einem angemessenen Zeitraum elektronenmikroskopisch durchzuuntersuchen.

Ich habe deshalb folgenden Weg beschritten: Ich habe zunächst eine lichtmikroskopische Schnittserie eines ganzen hinteren Saugnapfes (Schnittdicke 7 μ, Färbung Haematoxylin n. Weigert/Chromotrop 2 R) untersucht und mir so einen Überblick über die Lage und den Bau der Pigmentbecherocellen verschafft. Dann habe ich aus einem Saugnapf an allen Stellen, an denen ich Augen vermutete, alle Pigmentflecken herauspräpariert, die nach ihrer Größe und Farbintensität als Auge in Frage kamen, und habe sie elektronenmikroskopisch untersucht. Hierbei stellte ich fest, daß die Augen

* Eine Abklärung dieser Frage war im Rahmen meiner Arbeit nicht beabsichtigt und möglich.

in allen Teilen des Saugnapfes gleich gebaut sind. Bei den weiteren elektronenmikroskopischen Untersuchungen von 15 Tieren verschiedenen Alters konnte ich mich daher auf das Herauspräparieren derjenigen Pigmentbecherocellen beschränken, die einwandfrei zu erkennen waren.

Die Ergebnisse aller Untersuchungen ergänzen und bestätigen einander.

In der lichtmikroskopischen Schnittserie habe ich 16 Augen mit folgender Anzahl und Verteilung der Sinneszellen festgestellt:

Anzahl der Augen	Zahl der darin enthaltenen Sinneszellen
2	1
1	2
7 (+1)[3]	3
3	4
2	5

Die Augen mit nur einer Sinneszelle sind äußerlich am Tier nicht festzustellen. Sie sind aber wie die übrigen Augen gebaut und müssen daher in die Gesamtzahl der Augen mit aufgenommen werden (s. S. 134).

Die elektronenmikroskopische Untersuchung zeigte, daß der Bau der Sinneszellen und der Binnenkörper mit dem im vorderen Saugnapf übereinstimmt.

Ein auffallender und charakteristischer Unterschied zwischen den Augen des vorderen und des hinteren Saugnapfes besteht darin, daß die Augen des hinteren Saugnapfes sehr viel unregelmäßiger gestaltet sind. Die Pigmentbecher sind regellos geformt. Ihre Wand besteht aus einer kleinen Zahl von Pigmentzellen und hat vielfach nur die Dicke weniger Pigmentkornlagen. Zwischen den einzelnen Pigmentzellen bleiben häufig Lücken, — die Wand der Pigmentbecher ist dann also durchlöchert. Das Pigment überdeckt oft die dem Licht zugewandte Seite des Ocellus, oft auch unregelmäßig alle Seiten einer Sinneszellgruppe. In einigen Fällen ist die Anordnung auch so, daß sich der Pigmentbecher zum Inneren des Tieres hin öffnet. — In den Pigmentbechern habe ich höchstens 5 Sinneszellen gefunden. Meist liegen sie wie in den Augen des vorderen Saugnapfes in einer Schicht. In einem Falle ([3] der vorstehenden Tabelle) fand ich eine Sinneszelle wie abgesprengt unmittelbar neben dem Pigmentbecher. Sie hatte die

[3] s. Seite 144.

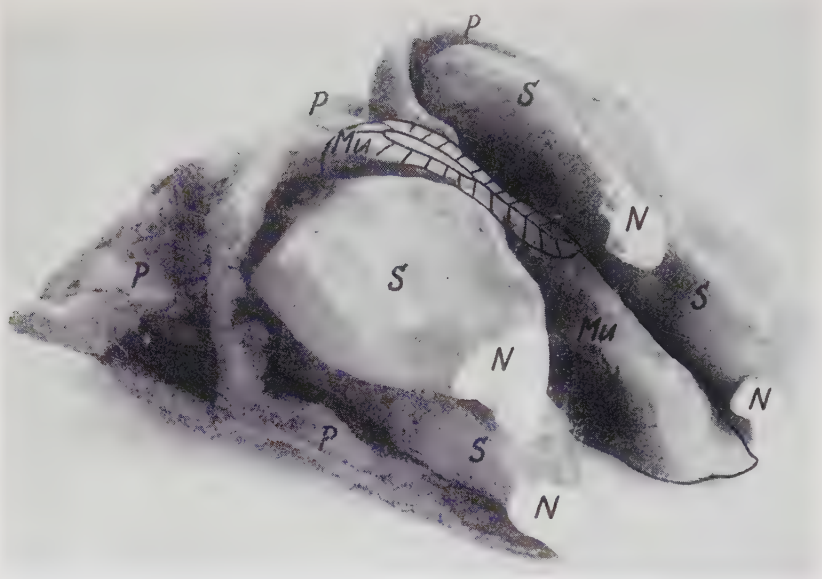

Abb. 9. Modell eines Auges des hinteren Saugnapfes. Ein Muskel (Mu) durchzieht den Pigmentbecher (P), in dem 4 Sinneszellen (S) sichtbar sind. (N = Nervenfortsatz der Sinneszellen).

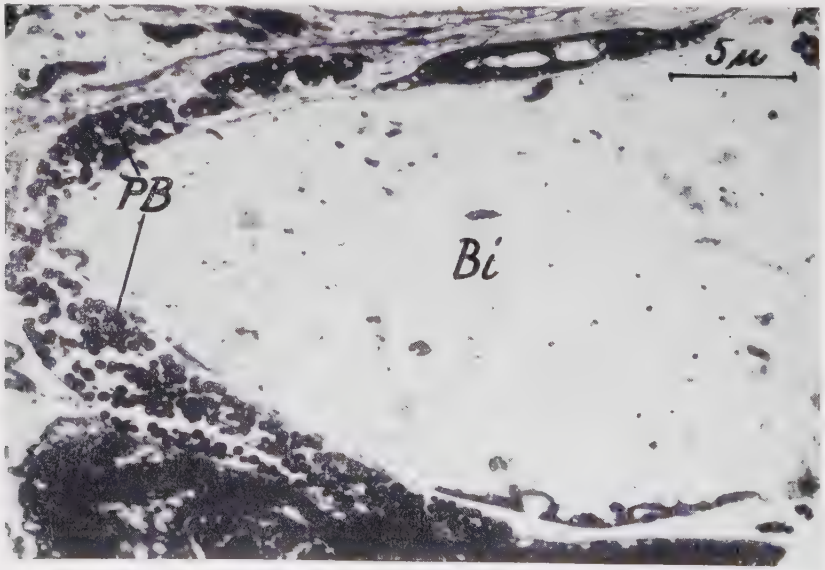

Abb. 10. Pigmentbecherartige Bildung (PB) im hinteren Saugnapf, die eine Bindegewebszelle (Bi) umschließt.

gleiche Orientierung wie die Sinneszellen innerhalb des Pigmentbechers. Ein weiteres Beispiel für das Ungeordnete dieser Ocellen habe ich im Modell nachgebildet (s. Abb. 9). In diesem Falle zieht ein Muskel quer durch den Pigmentbecherocellus und spaltet sich in ihm dreifach auf. Der Pigmentmantel umschließt diesen Muskel und 5 Sinneszellen, von denen 4 den Muskel etwa in einem Rechteck umstehen, während die fünfte, sehr kleine Sinneszelle am Grunde des Pigmentbechers liegt. An ihr konnte ich den als Nervenansatz gedeuteten Fortsatz (s. S. 139) nicht finden. Ich kann deshalb nicht beurteilen, ob sie funktionsfähig war.

Die oben erwähnte zeitraubende elektronenmikroskopische Untersuchung aller als Auge in Frage kommender Pigmentflecke eines Saugnapfes hat neben dem bereits erwähnten noch folgendes sehr interessante Ergebnis gebracht. Es stellte sich heraus, daß Pigmentbecher auch andere Zellgruppen oder große Einzelzellen, wie Muskel- oder Bindegewebszellen, umschließen können (s. Abb. 10). Diese Tatsache war bisher unbekannt und ist allein bereits ein lohnendes Ergebnis der aufgewandten Mühe. Ich werde darauf und auf die anderen hier aufgeführten Befunde zurückkommen bei der Diskussion der Frage, wie die hinteren Augen entstanden zu denken sind (s. S. 160).

V. Bau und Struktur des Binnenkörpers

Hesse (1897) beschreibt den Binnenkörper als einen vakuolenartigen Hohlraum, der durch blattartige, der Zellachse meist parallel verlaufende Scheidewände mehr oder weniger vollkommen in einzelne Abteilungen getrennt ist. Diese Scheidewände springen kulissenartig vor oder verbinden sich in der Mitte der Vakuole (s. Abb. 4).

Zur Entstehung des Binnenkörpers macht Hesse folgende Annahme: Bei den jungen Fischegeln ist eine kleine, nicht unterteilte, flüssigkeitsgefüllte Vakuole vorhanden. Sie besitzt eine Wand aus dichterem Plasma und ist rings von gewöhnlichem Zellplasma umgeben. Das Wandplasma der Vakuole wird durch eine besondere Membran vom Zellplasma abgegrenzt. Die Vakuole wird fortschreitend durch Scheidewände unterteilt. Diese Scheidewände entstehen an der Kernseite der Vakuole als nach innen gerichtete Falten der gesamten Vakuolenwand. In ihrem Inneren ist zunächst noch etwas gewöhnliches Zellplasma enthalten. Während sich die Vakuole vergrößert, bis sie den gesamten unteren Teil der Sinneszelle ausfüllt,

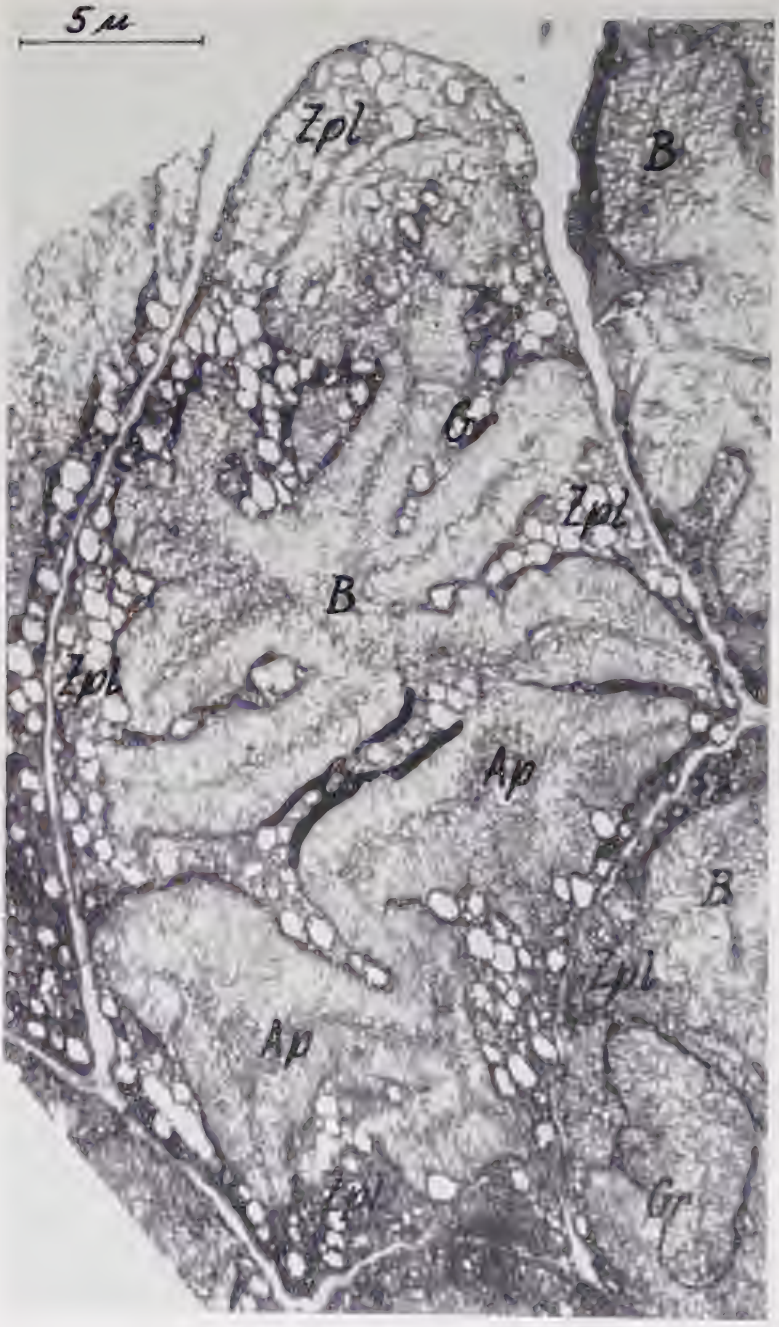

Abb. 11. Querschnitt durch den unteren Teil von Sinneszellen eines Auges des vorderen Saugnapfes. Das Zellplasma (Zpl), das die Binnenkörper (B) umgibt, ist meist stark verquollen. In der mittleren Zelle berühren sich die Grundmembranen der Mikrovilli (Gr) nicht. (Ap = Apikalseite der Mikrovilli).

wachsen die Falten zur Zellbasis hin immer weiter vor, bis sie die Vakuole vollkommen unterteilen. Gleichzeitig schwindet das Zellplasma im Inneren der Falten. Die beiden Grenzmembranen des Wandplasmas liegen nunmehr aneinander und erscheinen als einheitliche, dickere Membran. Von dem dichteren Plasma der Vakuolenwand sagt Hesse, es zeige eine „undeutliche Anordnung senkrecht zur Membran, jedoch nicht in der Deutlichkeit und Regelmäßigkeit, daß man auf den Schnitten eine Streifung dieser Teile sähe".

Hesses Vorstellung — eine Hohlkörperbildung und Faltung — ist nichts anderes als das im Tierreich weit verbreitete Prinzip der Schaffung räumlicher Mannigfaltigkeit. Auffallenderweise sagt Hesse bei der Darlegung seiner Annahme kein Wort darüber, wie er sich die Entstehung des Ausgangspunktes der ganzen Vorstellung, d. h. der Primärvakuole, denkt.

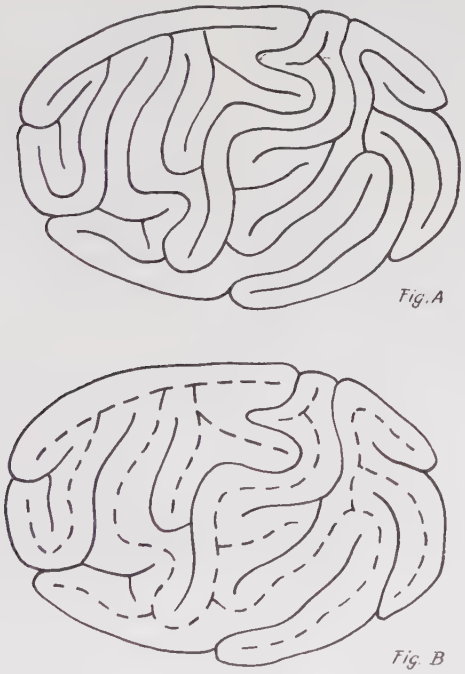

Abb. 12. Querschnitt durch einen Binnenkörper (schemat. Darst.). Die Grundmembranen der Mikrovilli bilden ein äußeres, die Apikalseiten der Mikrovilli ein inneres Liniensystem. Das innere Liniensystem ist in Fig. B gestrichelt gezeichnet.

Der Vergleich zwischen Hesses Abbildungen und meinen Aufnahmen ist unschwer durchzuführen.

Die elektronenmikroskopischen Aufnahmen zeigen im Inneren der Sinneszellen einen großhirnartig gestalteten Binnenkörper (s. Abb. 11). Auf den tief eingefalteten Wänden dieses Binnenkörpers ragen dichte Säume von Mikrovilli, röhrenförmigen, blind geschlossenen Plasmaausstülpungen, in das Innere. Die Mikrovillisäume zweier gegenüberliegender Wände berühren sich mit den blind geschlossenen Apikalseiten und lassen keinen Hohlraum im Inneren des Binnenkörpers frei. Oft ist es sogar schwer, die Berührungslinie zwischen zwei Mikrovillisäumen festzustellen.

Das „dichtere Plasma", von dem Hesse spricht, und in dem er auch die Andeutung einer Streifung gesehen hat, entspricht der Mikrovillischicht.

Nur ein geringfügiger Unterschied in unseren Bildern besteht darin, daß bei Hesse die Sinneszellwand dem Binnenkörper unmittelbar anliegt, während in meinen Bildern zwischen Binnenkörper und Sinneszellwand stets ein im einzelnen verschieden großer Abstand vorhanden ist (s. Abb. 4, Fig. 1, 2, Abb. 11).

Ein sofort auffallender Unterschied besteht darin, daß Hesse trotz starker Faltung der Vakuolenwand weite Vakuolenlumina festgestellt hat. Ich hingegen habe nie derartige Lumina gefunden. Stets lagen die Apikalseiten der Mikrovillischichten unmittelbar aufeinander. Dies ist in Hesses Bildern nie der Fall.

Wenn auch die Grundmembran der Mikrovillisäume dicht beieinander liegen, — was auch in meinen Bildern die Regel ist —, so erhält man Binnenkörperbilder mit 2 Liniensystemen (s. Abb. 12, 13), von denen das eine den aneinander liegenden Grundmembranen entspricht, das andere den Berührungslinien der Apicalseiten der Mikrovillischichten.

Manchmal erhielt ich Aufnahmen, auf denen die Grundmembranen der Mikrovillischichten in mehr oder weniger weitem Abstand voneinander lagen (s. Abb. 11). Hier sieht man also Abstände zwischen den Grundmembranen und keine Abstände zwischen den Apikalsäumen der Mikrovilli, während Hesse Abstände zwischen den Mikrovillischichten (Vakuole) zeichnet, jedoch keine Abstände zwischen den Grundmembranen der Mikrovilli. Meine Aufnahmen könnte man so als das Reziproke der Zeichnung Hesses bezeichnen.

Man muß hier die Frage aufwerfen, welches von diesen Bildern die natürlichen Verhältnisse wiedergibt. Zwar stehe ich unter dem Eindruck, daß es in den Augen der Fischegel niemals mehr ein Vakuolenlumen gibt; die starke nach innen gerichtete Faltung der Vakuolenwand füllt das ursprüngliche Vakuolenlumen vollkommen aus. In allen Aufnahmen aber, die einen mehr oder weniger großen Abstand zwischen den Grundmembranen zeigen, macht das Plasma einen auffallend blasig verquollenen Eindruck. Dieser Abstand

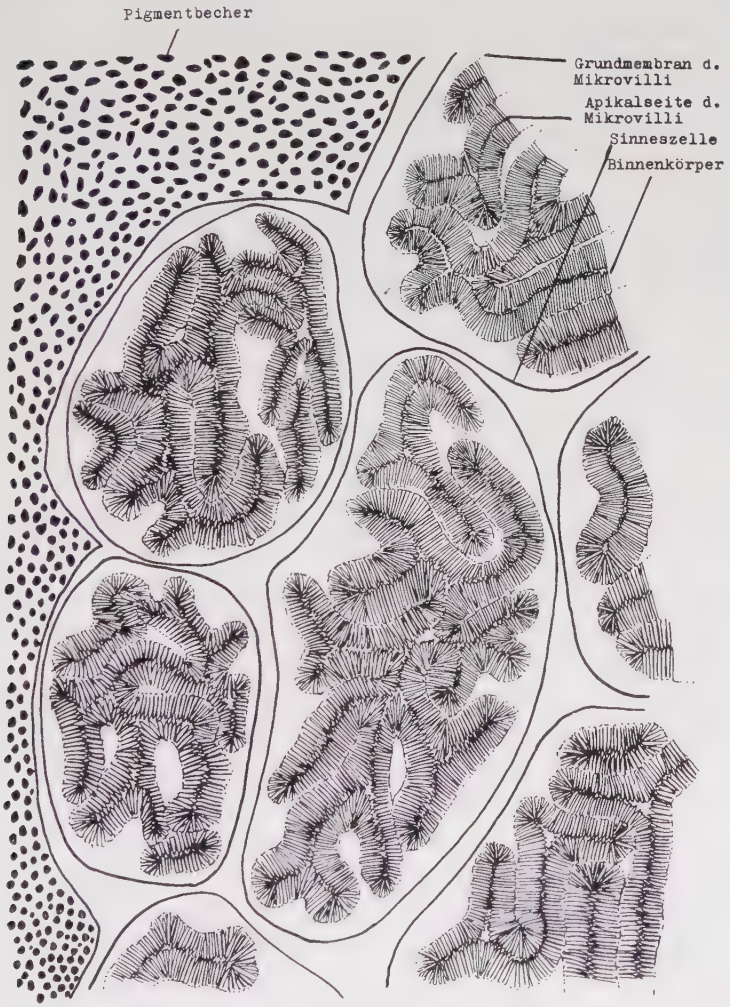

Abb. 13. Teil eines Querschnittes durch die Binnenkörperregion der Sinneszellen (vgl. Abb. 4, Fig. 2, Abb. 11).

könnte also ein Kunstprodukt sein und die blasige Verquellung des zwischen den Grundmembranen befindlichen Plasmas könnte die Mikrovillisäume bis zur Lückenlosigkeit aneinander gedrängt haben. Diese Möglichkeit läßt sich auch dann nicht ausschließen, wenn die Grundmembranen der Mikrovilli eng aneinander liegen. Hier könnte eine Verquellung des Plasmas, das den Binnenkörper umgibt, einen gleichen Effekt hervorgerufen haben.

In meinen Aufnahmen ist an der Stelle, an der die Mikrovilli beginnen, also am Übergang Mikrovilli-Zellplasma, eine Membran zu erkennen, zuweilen auch eine Doppelmembran von ca. 1000 Å Abstand. Zwischen diesen Doppelmembranen finden sich nicht selten Querverbindungen, die einen Abstand von ebenfalls ca. 1000 Å voneinander haben. Auch Hansen (1961) hat an diesem Übergang Mikrovilli-Zellplasma ähnliche Strukturen gesehen und sie als besondere Membranen aufgefaßt. Er bezeichnet sie als Grundmembranen, und ich habe bisher diesen Ausdruck übernommen.

Ich möchte jedoch eine andere Deutung dieser Strukturen bevorzugen, eine Deutung, die ich kurz so beschreiben kann: Die

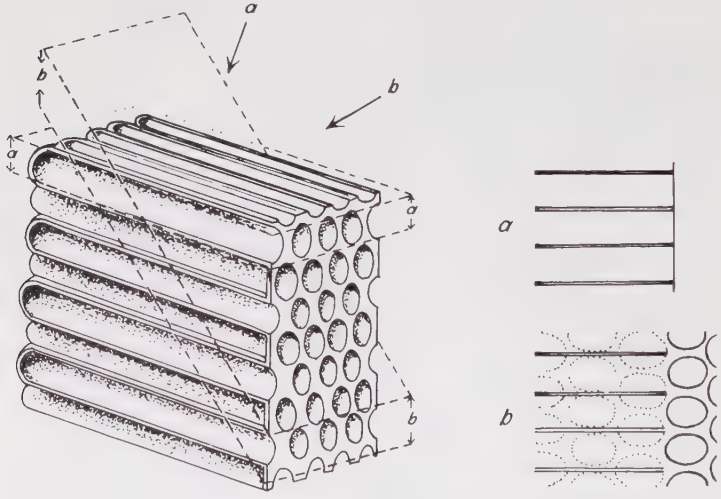

Abb. 14. Ansichten verschiedener Schnitte durch einen Mikrovillisaum. a: Beinahe-Längsschnitt; b: Beinahe-Querschnitt. Links Lage der Schnitte im Mikrovillisaum. Die Schnitte sind Quader, deren Dicke ungefähr dem Durchmesser der Mikrovilli entspricht. Rechts Aufsicht auf die Schnitte. Die Grenzfläche Mikrovilli-Plasma ist in Aufsicht b in der natürlichen Lage gezeichnet, also nicht in die Ebene der Schnittoberfläche geklappt. Beide Aufsichten sind unter Vernachlässigung der tieferliegenden Gewebsschichten der Schnitte so wiedergegeben, als handele es sich um optische Schnitte.

Doppelmembran mit Querverbindungen entspricht dem Beinahe-Querschnitt durch eine Mikrovillireihe. Die einfache Membran entspricht dagegen einem Beinahe-Längsschnitt, oder besser einem sehr schrägen Querschnitt durch eine Mikrovillireihe. Zur Erklärung dieser Ansicht sind 3 Voraussetzungen notwendig:

1. Die Schnitte haben eine Dicke von ca. 1000 Å. Ihre Dicke und der Durchmesser der Mikrovilli stimmen also etwa überein.
2. Die Schnittrichtung liegt zwischen dem genauen Querschnitt und dem genauen Längsschnitt durch die Mikrovilli.
3. Auf dem Schnitt ist ein Übergangsgebiet Mikrovilli – · Zellplasma getroffen.

Unter diesen Voraussetzungen wollen wir uns 2 Grenzfälle ansehen (s. Abb. 14):

a) Die Schnittrichtung weicht vom genauen Längsschnitt durch die Mikrovilli nur wenig ab. Dann müssen an einen Übergang zum Zellplasma die Mikrovilli in einem sehr schrägen Querschnitt getroffen sein. Wir werden so statt 2 Membranen nur eine sehen, da die beiden Membranen sehr nahe beieinander liegen.

b) Der Schnitt ist ein Beinahe-Querschnitt. Dann sieht man am Übergang Mikrovilli-Zellplasma die letzte noch wirklich angeschnittene Mikrovillireihe quer getroffen. Am Übergang erscheint als Grenze eine „Lochkette".

Ob meine hier geäußerte Ansicht richtig ist, kann ich nicht sagen. Die Fixierung gerade der Mikrovilli ist nicht gut, so daß man die Schnittrichtung in Bezug auf die Mikrovilli nicht genau bestimmen kann. In anderen Untersuchungen von Lichtsinnesorganen ist jedoch mit Sicherheit festgestellt worden, daß das Zellplasma kontinuierlich in das Lumen der Mikrovilli übergeht (z. B. Röhlich u. Török (1961) an Planarienaugen). Mir erscheint daher die hier gegebene Deutung wahrscheinlicher als die Annahme einer besonderen Abschlußmembran an der Basis der Mikrovilli.—

Wie hat man sich nun die Gestalt der Binnenkörper vorzustellen? Es handelt sich um sehr unregelmäßige Gebilde; keines gleicht genau einem anderen. Auf den Schnitten ist das Aussehen der Binnenkörper recht verschieden, wie es bei Schnitten durch komplizierte, unregelmäßige Gebilde naheliegend ist. Zuweilen können die Anschnitte des Binnenkörpers einer Zelle mehrere voneinander getrennte Teile zeigen. Nach meiner Überzeugung ist jedoch jeder

Binnenkörper einer Zelle ein einheitliches Gebilde; die oben erwähnte Trennung auf den Schnittbildern ist nur scheinbar. Sie läßt sich auf zweierlei Weise erklären: entweder durch tiefeinschneidende Falten oder aber durch die Existenz vollkommener Durchbrüche. Beide Konfigurationen können auf Schnitten zu einer Teilung des Ganzen führen. Eine Entscheidung zwischen beiden Möglichkeiten wird nur auf Grund von ununterbrochenen Schnittreihen möglich sein, nicht aber an Hand meiner Einzelschnitte.

Die Binnenkörper von *Piscicola geometra* lassen sich der Form nach am besten an die von H a n s e n (1961) beschriebenen Binnenkörper von *Erpobdella octoculata* anschließen, die mehrfach eingedellten Bällen gleichen. Bei dem Binnenkörper von *Piscicola* ist diese Eindellung allerdings erheblich weiter gegangen.

Unter dem Eindruck dieses Vergleichs läßt sich auch die Entwicklung dieser komplizierten Binnenkörper ohne Schwierigkeiten nach den Vorstellungen von H e s s e (1897) beschreiben. Nach dieser Vorstellung wären auch die komplizierten Binnenkörper der Fischegel aus Vakuolen entstanden zu denken, deren Wand sich nach innen einfaltet. Diese Vorstellung ist morphologisch die einfachste und enthält zudem das naheliegende Prinzip einer Vermehrung der Mikrovilli durch Oberflächenvergrößerung der Innenwand der Vakuole.

Nach heute weit verbreiteter Ansicht sind auch die im Inneren von Zellen angetroffenen Cytoplasma-Membranen Derivate der äußeren Zellmembran, so die Golgi-Membranen bzw. Golgivakuolen, das Membransystem des endoplasmatischen Reticulums und auch die Lamellen in den Zapfen und Stäbchen der Wirbeltierretina. Es wäre also gut denkbar, daß auch die Primärvakuole und der sich aus ihr ableitende Binnenkörper eine, wenn auch hochkomplizierte Einstülpung der Zellmembran darstellt, so daß auch die Mikrovilli eigentlich auf der Zelloberfläche stehen. Man könnte diese Vorstellung dadurch stützen, daß Mikrovilli bisher nur als Oberflächendifferenzierung bekannt sind. Der Nachweis eines Einstülpungsvorganges würde das bisher völlig isolierte Vorkommen von Mikrovilli im Zellinneren an dieser Stelle einfach erklären und einordnen. Jedoch ist die Grundvoraussetzung, d. h. die Entstehung einer Vakuole durch Einstülpung, bisher nicht bewiesen. Wir wissen bis heute nicht, wie die fraglichen Vakuolen, anders gesagt, die Phaosomen oder Binnenkörper, entstehen.

Ich habe mich bei dieser Schilderung an die Augen des vorderen Saugnapfes gehalten. Schon in diesen vorderen Augen sind die Mikrovilli meist schlecht erhalten. Bei den Augen des hinteren Saugnapfes waren die Ergebnisse noch schlechter. Sie genügten jedoch für die Vergewisserung, daß zwischen dem Bau der Binnenkörper in den vorderen und den hinteren Augen kein Unterschied besteht.

Anhang: Pigmente und Cuticula

Bei der Untersuchung der Pigmentbecherocellen konnten zwei Beobachtungen gemacht werden, die nicht in unmittelbarem Zusammenhang mit der gestellten Aufgabe stehen, die jedoch hier erwähnt werden sollen.

1. „Atypische" Pigmente

In den Pigmentansammlungen des hinteren Saugnapfes fanden sich neben Zellen, die normale, kugelförmige Pigmentkörner enthielten, auch solche, in denen sich überwiegend ringförmige Pigmentkörner fanden (s. Abb. 15). Nach Janzen (1932) kommen bei *Piscicola geometra* je zwei verschiedene Arten von dunklem und hellem Pigment vor. Er unterscheidet die einzelnen Pigmentarten nach ihrer Farbe, nach der Gestalt und Lage der Chromatophoren, in denen das Pigment enthalten ist, und nach der Geschwindigkeit,

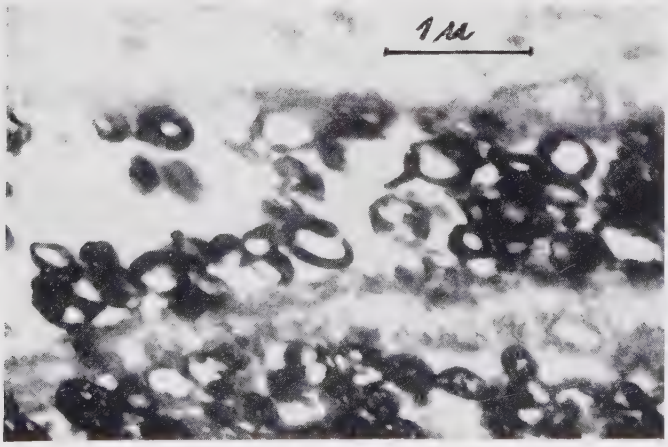

Abb. 15. Ausschnitt aus Ausläufern „atypischer" Pigmentzellen. Viele Pigmentkörner haben eine ringförmige Gestalt.

mit der sich das Pigment bei einer Beleuchtung in den Chromatophoren verteilt. Auf den Saugnäpfen tritt der weiße Pigmenttyp A auf — er ruft die hellen Zeichnungen hervor —, der braune Pigmenttyp C in Chromatophoren unmittelbar unter der Epidermis und der tiefschwarzbraune Pigmenttyp D in den tiefer gelegenen Geweben. Es wäre denkbar, daß sich die verschiedenen Pigmente in ihrer Struktur unterscheiden und das meine Bilder solch einen Unterschied zeigen. Man kann aber auch an eine ganz andere Deutung denken. Die ringförmigen Pigmentkörner könnten Bildungs- oder Abbaustadien sein. Ob eine meiner Vermutungen die richtige Erklärung gibt, kann ich nicht entscheiden.

2. Cuticula

Da die vorderen Pigmentbecherocellen von *Piscicola geometra* meist sehr dicht unter der Oberfläche des Tieres liegen, enthielten die Aufnahmen auch häufig Teile der Epidermis und Cuticula. Da die Struktur der Cuticula sehr auffällig ist, soll sie hier kurz beschrieben werden.

Die Cuticula besteht aus meist 5 sich kreuzenden Lagen von Fibrillen (s. Abb. 16). Der Winkel zwischen den Fibrillen der einzelnen Lagen hängt vom Streckungszustand des Tieres ab, dürfte aber bei durchschnittlichem Streckungsgrad etwa 90° betragen. Die

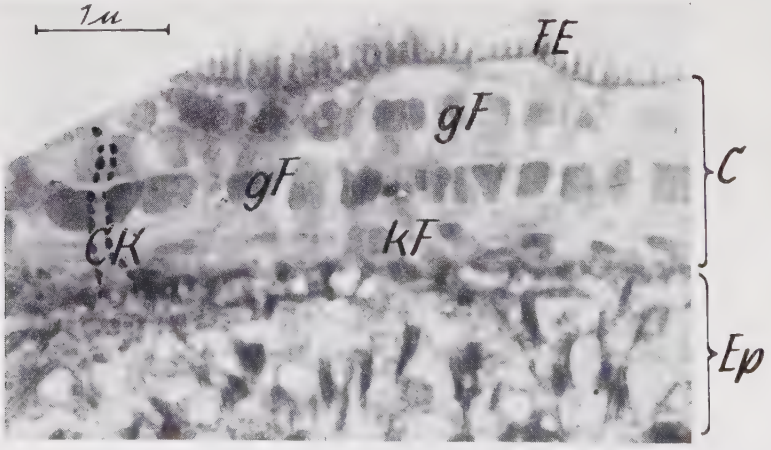

Abb. 16. Cuticula und Epidermis des hinteren Saugnapfes. Unter den Fortsätzen der Epicuticula (FE) in der Cuticula (C) 5 Lagen großer Fibrillen (gF) und weitere Lagen kleiner Fibrillen (kF) (Bildungszone?). Von der Epidermis (Ep) ziehen röhrenförmige Fortsätze zur Epicuticula, die Cuticulakanälchen (Ck).

Fibrillen dieser Lagen haben einen mehr oder weniger quadratischen Querschnitt mit einer Kantenlänge von ca. 3500 Å. Unter diesen liegen noch wenige weitere Schichten von Fibrillen, deren Querschnitts-Kantenlänge etwa 800 Å beträgt. S. Jackson (1956) deutet entsprechende Schichten, die sie in der Cuticula von *Lumbricus* fand, als Fibrillenlagen, die noch in der Enstehung sind. Diese Deutung kann auch für meine Bilder zutreffen.

Zwischen den sich kreuzenden Fibrillenlagen stehen röhrenförmige Fortsätze der Epidermiszellen, die zur Epicuticula ziehen. Sie haben einen Durchmesser von ca. 1500 Å. Ähnliche plasmagefüllte Kanäle sind als Porenkanäle aus der Insektencuticula bekannt. Der Durchmesser dieser Porenkanäle ist in den einzelnen Insektenordnungen sehr verschieden. Für *Sarcophaga*-Larven werden 10 000 Å, für Blattiden 1500 Å angegeben (Richards 1951, p. 181). Der letztgenannte Durchmesser stimmt mit dem von mir gefundenen Wert überein. Die Epicuticula hat eine Dicke von 500 Å und ist mit einer dichten Schicht von feinen Fortsätzen bedeckt, die einen Durchmesser von 300—500 Å und eine Länge von 3000 bis 5000 Å haben. Ein Querschnitt durch diese Fortsätze zeigt ein Lumen, das auf einen Kanal von etwa 100 Å Weite in ihrem Zentrum deutet (s. Abb. 17).

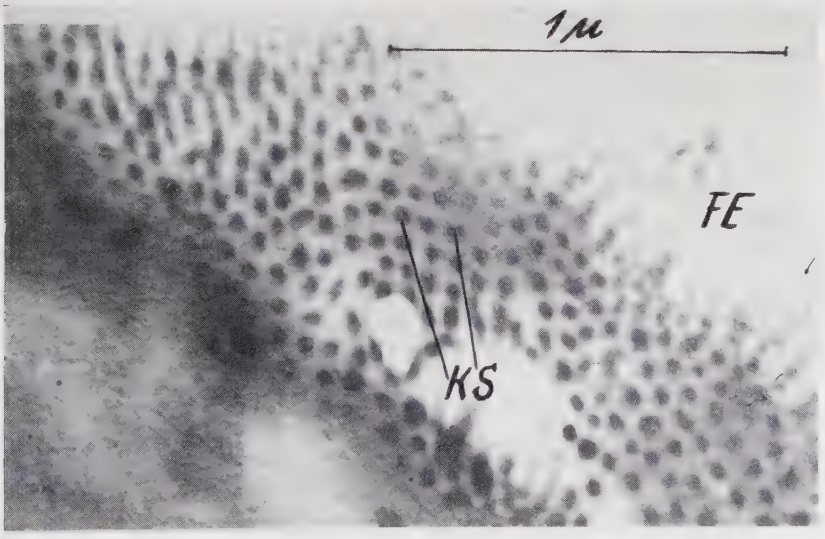

Abb. 17. Schrägschnitt durch Cuticula und Epidermis des Rumpfes von *Piscicola geometra*. Die Fortsätze der Epicuticula (FE) sind z. T. quer geschnitten. In ihrem Inneren ist eine kanalartige Struktur (KS) erkennbar.

Ein ähnliche Struktur der Cuticula und Epicuticula beschreiben Carla und Helmut Ruska (1960) und, wie bereits erwähnt, S. Jackson (1956) von *Lumbricus*arten. Hier liegen jedoch 20—30 Fibrillenlagen übereinander, und die Exkreszenzen der Epicuticula sind klein und knöpfchen- oder basidienartig. Zwischen den Fibrillenlagen ziehen wie bei *Piscicola* Fortsätze der Epidermiszellen senkrecht zur Epicuticula. C. und H. Ruska betrachten diese Cuticulakanälchen als Widerlager bei der Scherung der einzelnen Fibrillenlagen gegeneinander, die bei den Bewegungen des Wurmes auftritt. Dies erscheint möglich, da sich bei der Streckung oder Kontraktion des Wurmes die Abstände zwischen den senkrechten Fortsätzen ebenfalls in gleichem Maße verändern, so daß ihre senkrechte Lage erhalten bleiben kann. Ob sich allerdings die Aufgabe dieser Kanäle in einer derartigen, rein mechanischen Funktion erschöpft, muß dahingestellt bleiben.

Die einzelnen großen Fibrillenlagen beschreibt Jackson als Kollagenlagen. Bei der Substanz, die sich zwischen den Fibrillen befindet, und bei der Epicuticula handelt es sich nach ihrer Vermutung um ein Mucopolysaccharid.

Über die Funktion der die Oberfläche bedeckenden Fortsätze kann ich keine Aussage machen. Der einfache Bau gestattet keinen Rückschluß auf eine Funktion.

VI. Vergleich des Baues und der Feinstruktur des Auges von *Piscicola* mit den bisher bekannten Strukturen von Egelaugen

Ein Vergleich der bei der Untersuchung der Feinstrukturen gewonnenen Ergebnisse mit den von Hansen (1961) erhaltenen ergibt folgendes: Während die bisher bekannten Binnenkörper in den Sinneszellen der Augen von Glossiphoniiden, Hirudiniden und Erpobdelliden einfache langgestreckt-zylindrische, kugelige, eiförmige oder gastrulaähnliche Gestalt besitzen, ist der Binnenkörper bei dem Piscicoliden *Piscicola geometra* ein sehr kompliziertes, hirnartiges Gebilde, das als großer Block etwa zwei Drittel der Sinneszellen ausfüllt. In das Innere dieses Binnenkörpers erstrecken sich Mikrovilli in dichter Packung, die keinen Hohlraum zwischen ihren Reihen lassen, wie ihn Hansen von einigen Arten *(Hirudo medicinalis, Haemopis sanguisuga, Erpobdella octoculata)* beschreibt. Dieser sehr komplizierte Binnenkörper läßt sich jedoch ohne Schwierigkeiten

an die bei *Erpobdella octoculata* auftretende Form des Binnenkörpers anschließen, die einem mehrfach eingedellten Balle gleicht.

Während bei Hirudiniden und Erpobdelliden im selben Pigmentbecherocellus verschiedene Sinneszelltypen mit verschieden gestalteten Binnenkörpern vorkommen, tritt bei *Piscicola geometra* nur ein Sinneszelltyp auf. Alle Binnenkörper dieser Sinneszellen sind nach dem gleichen Prinzip gestaltet. Wie bei allen bisher untersuchten Pigmentbecherocellen von Egeln liegt auch in den Sinneszellen von *Piscicola* der Binnenkörper im pigmentnahen, der Kern im pigmentfernen Teil der Zelle.

Oberhalb des Kernes finden sich an der Peripherie der Zellen die auf S. 139 beschriebenen kappenartigen Membranstrukturen, die in einer Beziehung zur Übergangsregion der Sinneszelle in den Nervenfortsatz stehen. Auch nach Kenntnis meiner Aufnahmen konnte Herr Dr. H a n s e n sich nicht entsinnen, bei seinen Untersuchungen etwas Ähnliches an den Sinneszellen gefunden zu haben. Ein Vergleich unserer Aufnahmen ergab jedoch, daß die von mir gefundenen Membranen den Membranpaketen gleichen, die er in den Partien gefunden hat, die er als Nervenfortsätze beschreibt. Es ist möglich, daß wir hier verschiedene Stellen der gleichen Zellbildung erfaßt haben. Trifft diese Vermutung zu, so wäre ein Beweis erbracht, daß die von H a n s e n beschriebenen Nervenfortsätze tatsächlich mit den Sinneszellen in einem Zusammenhang stehen, obwohl sie freilich von den in der übrigen Literatur als Nerven beschriebenen Strukturen stark abweichen. Ich selbst habe in der Umgebung der Sinneszellen von *Piscicola* keine Strukturen gefunden, die mit Sicherheit den von H a n s e n beschriebenen Nervenfortsätzen gleichen. Nur in ganz wenigen Fällen fand ich Partien, die damit eine entfernte Ähnlichkeit hatten (s. Abb. 6). In diesen Partien fehlen jedoch Doppelmembranen und Mikrofibrillen, die für die Nervenfortsätze in H a n s e n s Aufnahmen typisch sind. Ich möchte diese Gebilde in meinen Aufnahmen daher nicht als Nervenfortsätze bezeichnen, da sicher mit gleicher Berechtigung andere Deutungen dafür möglich sind.

Aus dem bisher Gesagten geht hervor, daß sich noch keine eindeutige Aussage zur Frage nach den Nervenfortsätze der von uns bearbeiteten Sinneszellen machen läßt. Da diese Nervenfortsätze im Verhältnis zu den Sinneszellen aller Wahrscheinlichkeit nach sehr dünn sind und man nur annehmen kann, daß sie in einem mehr oder weniger scharfen Winkel von der Sinneszelle wegziehen,

wird ein Schnitt, der die Sinneszelle und den ableitenden Nervenfortsatz über eine größere Strecke hin zeigt, kaum einmal gelingen. Mit derartigen Schnitten kann man nur in ganzen Schnittserien rechnen. Bei der Größe des hier vorliegenden Objektes wäre zur Untersuchung solcher Serien eine andere Untersuchungstechnik notwendig. Es müßte mit möglichst großen Lochblenden gearbeitet werden. Ferner müßte ein Elektronenmikroskop mit Feinstrahlkondensator benutzt werden, um eine Zerstörung der sehr pigmentreichen Objekte, die erfahrungsgemäß sehr leicht „verbrennen", möglichst zu vermeiden.

Um noch einmal zusammenzufassen: Ich habe in meinen Untersuchungen einen Binnenkörpertyp gefunden, der sehr viel komplizierter als diejenigen, die H a n s e n beschreibt, gestaltet ist ,der sich jedoch an sie anschließen läßt. Dort, wo der Übergang zwischen Sinneszelle und Nervenfortsatz zu vermuten ist, habe ich an den Sinneszellen eine neue Struktur in Gestalt von Membrankappen gefunden. Eine Möglichkeit, sie mit den von H a n s e n beschriebenen Nervenfortsätzen in Beziehung zu bringen, deutet sich an. Eine endgültige Aussage über die Nervenfortsätze der hier untersuchten primären Sinneszellen kann jedoch noch nicht gemacht werden.

VII. Die Entstehung der hinteren Augen

Die Organismen, die wir als Bilaterien bezeichnen, werden bestimmt durch die Richtung des Nahrungsstromes, die dem Nahrungsstrom entgegengesetzte Bewegungsrichtung und eine bestimmte Orientierung des Körpers zur Unterlage. Hieraus ergibt sich das Vorn und Hinten, Oben und Unten, Rechts und Links in diesem Bauplan.

Auch die Technik hat ein großes Reich von Bilaterien hervorgebracht, die Verkehrsmittel im weitesten Sinn. Hier wird der Begriff der Bilateralität jedoch nur durch die Bewegungsrichtung und die Orientierung des Fahrzeuges zur Unterlage bestimmt. Die Technik verfügt nun ohne weiteres über Vehikel, die in beiden Richtungen beweglich und dementsprechend vorn und hinten gleich ausgebildet sind. Diese Fahrzeuge — es handelt sich um Schienenfahrzeuge und Fähren — sind dann nicht mehr bilateral-, sondern disymmetrisch gebaut.

Auch bei den bilateral gebauten Tieren gibt es Arten, die sich ebensogut vorwärts und rückwärts bewegen. Auf Grund der unver-

änderlichen Richtung des Nahrungsstromes jedoch ist die Vorwärtsbewegung und damit die Ausbildung des Vorderendes stets bevorzugt. Durch eine Wandlung in der Bewegungsrichtung kommt es also hier nicht zu einer Umwandlung des gesamten Bauplans vom Bilateral- zum Disymmetrischen. Was bei Tieren vorn und hinten gleichmäßig ausgebildet sein kann, sind Bewegungsorgane, Sinnesorgane, Wehrorgane und Drüsen, nicht jedoch Organe der Nahrungsaufnahme. So kann das letzte Beinpaar der *Chilopoden* als ein Paar von hinteren Wehrorganen *(Cupipes, Opisthemega, Plutonium)*, Fangbeinen *(Cryptops)* oder Tastorganen *(Scutigera)* ausgebildet sein. Neben den vorderen Fühlern gibt es hintere in Gestalt der Cerci bei den *Insekten* und als Analcirren bei den *Polychaeten*. Vordere und hintere Augen finden sich bei den *Polychaeten (Oridia, Amphiglena, Myxicola, Fabricia)* und bei *Fischegeln*.

In allen diesen Fällen entsteht die Frage, ob die Differenzierungen des Hinterendes als solche und für sich entstanden zu denken sind oder als Lokalisation einer körperweit vorhandenen Struktur. Zur ersten Möglichkeit muß man die Frage stellen, ob es diesen Fall überhaupt gibt — ein Beispiel dafür kann ich nicht nennen. Eine Lokalisation körperweit verbreiteter Strukturen an besonderen Stellen des Körpers kommt jedoch vor. Die Sehzellen des *Lanzettfischchens* sind besonders im vorderen und hinteren Abschnitt des Rückenmarks konzentriert, im mittleren in geringerer Zahl vorhanden (Franz 1927). In großer Zahl sind Pigmentbecherocellen bei *Landplanarien* vorhanden, bei den Tri- und Polycladen oft mehr als 100, die sich über den ganzen Rücken verteilen können (Bresslau 1928, p. 85). Körperweit sind Lichtsinneszellen bei vielen *Anneliden* verbreitet, so z. B. bei *Lumbricus* (Hesse 1896), bei vielen *Polychaeten*[4] (Hesse 1899) und bei *Piscicoliden* (s. Tab. I, S. 123—124). In den letztgenannten beiden Gruppen kommen neben einzelnen Sinneszellen Pigmentbecherocellen vor, die man als eine Lokalisation dieser Sinneszellen betrachten könnte. Ist dies nun auch bei *Piscicola geometra* der Fall?

Bereits Hesse (1897) gibt an, daß er im hinteren Saugnapf dieser Art einzelne Sinneszellen gefunden hat. In meiner lichtmikroskopischen Schnittserie fand ich folgende Augenbildungen:

[4] Wie schon die Handbuchliteratur zeigt, sind die fraglichen Erscheinungen — sowohl hinsichtlich der Lichtsinnesorgane als auch anderer Organe — recht verschieden. Im Rahmen dieser Veröffentlichung wurde davon abgesehen, dererlei Einzelheiten zu nennen und nach ihrer Bedeutung zu diskutieren.

— Pigmentbecher mit mehreren Sinneszellen
— Pigmentbecher mit nur einer Sinneszelle
— Einzelne Sinneszellen mit nur schwach ausgebildetem Pigmentmantel
— Einzelne Sinneszellen ohne Pigmentmantel

Auch auf den elektronenmikroskopischen Aufnahmen fand ich Sinneszellen ohne Pigmentbecher. Auf dem Körper von *Piscicola* habe ich nicht nach einzelnen Sinneszellen gesucht, denn bereits Hansen (1961) hat festgestellt, daß es aussichtslos ist, derartige Einzelzellen in der elektronenmikroskopischen Untersuchung auffinden zu wollen. Der Egel ist so groß, daß man ihn in einer angemessenen Zeit nicht durchuntersuchen kann. Ich habe also Sinneszellen in weiterer Verbreitung nur auf dem hinteren Saugnapf festgestellt und weiß nicht, ob diese einzelnen Sinneszellen auch auf dem Körper vorkommen, wie es bei anderen *Piscicoliden*, z. B. *Crangonobdella*, der Fall ist. Dennoch glaube ich, daß auch die Augen von *Piscicola geometra* als Lokalisation einer körperweit verbreiteten Struktur zu erklären sind. Hierfür gibt es noch einen weiteren Hinweis. Auf S. 144 ff. habe ich über „Unregelmäßigkeiten" der hinteren Augen berichtet. Es gab Augen, zwischen deren Sehzellen sich Muskeln „gedrängt" hatten. Es gab eine vereinzelte Sehzelle, die unmittelbar, wie „abgesprengt", neben einem Auge lag. Die Lage der Pigmentbecher zum Lichteinfall war regellos, und es gab Pigmentbecher, die überhaupt keine Sehzellen, dafür aber Muskel- oder Bindegewebszellen enthielten.

Alles das läßt sich durch den Gedanken zusammenfassen, das die Pigmentzellen die Tendenz haben, irgend etwas zu umfassen — seien es nun Sehzellen oder andere Zellsorten. Hiernach hätten sich in den obengenannten Fällen nicht Muskeln zwischen die Sehzellen „gedrängt", und es war keine Sehzelle „abgesprengt" worden. Vielmehr sind im ersten Falle nicht nur Sehzellen, sondern auch Muskeln mit umfaßt worden, und im zweiten Beispiel war nicht eine Sehzelle „abgesprengt" worden, sondern bei der Umfassung einer Zellgruppe durch Pigment nicht mit in den Pigmentbecher gelangt.

Stabilisiert, spezialisiert und lokalisiert sich dieses Umfassen — eben auf das Umfassen der körperweit verbreiteten Sehzellen durch die Pigmentzellen an bestimmten Stellen des Körpers —, so erhalten wir den Pigmentbecherocellus. Dieses Spezialisieren und Stabi-

lisieren ist im Gebiet des hinteren Saugnapfes weniger weit fortgeschritten als auf dem vorderen[5].

Diese hier vorgetragene Anschauung vereinigt alle Erscheinungen, die ich im Bereich des vorderen und des hinteren Saugnapfes fand, unter einer einheitlichen Deutung. Die in der Einleitung gestellte Frage, ob der Zustand der hinteren Augen gegenüber den vorderen als reduktiv oder primär zu bezeichnen ist, läßt sich innerhalb dieser Deutung zugunsten des primären Zustandes entscheiden.

Zu den hier vorgetragenen Gedankengängen muß man freilich folgende Einschränkung machen: Ich erwähnte, daß bei *Piscicola geometra* 4 verschiedene Pigmente vorkommen (s. S. 153). Es ist mit dem Elektronenmikroskop nicht entscheidbar, ob das Pigment der Zellen, die keine Sinneszellen, sondern andere Zellen umfassen, wirklich mit dem Pigment der Pigmentzellen der Augen chemisch identisch ist. Nur wenn dies zutrifft, ist der obige Gedankengang sinnvoll.

VIII. Morphologischer Aufbau und Sehleistung

Die Sehzellen der Gruppe der *Clitellaten* sind dadurch charakterisiert, daß in ihnen ein Binnenkörper oder Phaosom auftritt, in dem Mikrovillisäume intrazellulär liegen. Damit unterscheiden sich diese Sehzellen von allen übrigen, bei denen die Mikrovillisäume auf der Zellaußenseite angeordnet sind. Bereits Bütschli (1921) hat auf diese Tatsache hingewiesen und festgestellt, daß dies für die Funktionstüchtigkeit von Sehzellen offenbar ebensowenig von Einfluß ist wie eine everse oder inverse Lage. Man kann hinzufügen, daß auch eine Orientierung der Mikrovilli zur Einfallsrichtung des Lichtes für die Funktionsfähigkeit des Auges offenbar nicht notwendig ist, wie das Beispiel der Binnenkörper zeigt. In ihnen sind die Mikrovilli in jeder nur möglichen Richtung angeordnet.

Sehzellen, die einen Binnenkörper enthalten, wurden bisher nur bei *Oligochaeten* und *Hirudineen* mit Sicherheit nachgewiesen. Für den Polychaeten *Spirographis spallanzani* macht Hesse an einer Stelle die Bemerkung, er habe bei ihm „ähnliche Sinneszellen

[5] Die hinteren Augen des Fischegels wären somit ein Beispiel für das dezendenztheoretisch zu fordernde Gegenstück rudimentärer Organe, ein Beispiel also für Organe, die in der Entstehung begriffen sind. Herr Prof. Dr. Kl. Günther machte auf diesen Gesichtspunkt aufmerksam und erinnerte auch an den in Vergessenheit geratenen Fachausdruck „Orimente".

mit Vakuolen neuerdings ... in den Kiemen gefunden" (Hesse 1897, p. 276). Er kommt jedoch bei späteren Untersuchungen auf diese Angabe nicht wieder zurück. Bütschli (1921, p. 900) gibt Phaosomen auch von einigen anderen Tierstämmen an. So sollen diese Bildungen in den Sehzellen und anderen Körperzellen der *Skorpione*, *Opilioniden* und *Pedipalpen* und in den Sehzellen von *Placophoren*, *Nautilus* und *Salpen* vorkommen. Diese Körper sind jedoch mit den Binnenkörpern der *Clitellaten* sicher nicht identisch.

Über die Sehleistung der einzelnen Augentypen der *Hirudineen* läßt sich bisher nur sehr wenig aussagen. Für ein Formensehen der Egel fehlt jeder Beweis. Für das Farbensehen der Egel hat Denzer-Malbrandt (1935) einige Versuche an *Hirudo medicinalis* und *Helobdella stagnalis* angestellt. Gegen die hierbei gewonnenen Ergebnisse erhebt jedoch Mann (1962) den begründeten Einwand, daß die Prüfung des Helligkeitswertes der verwendeten Farben durch das menschliche Auge erfolgte. Daher kann nicht ausgeschlossen werden, daß sich die Egel in den Versuchen nach der Helligkeitsintensität und nicht nach den Farbwerten orientierten. Ein exakter Beweis für ein Farbensehen der Hirudineen steht also noch aus.

Es bleiben nur die einfacheren Funktionen eines Richtungssehens und einer Lichtintensitätsunterscheidung, die für Egelaugen durch Herter (1928—1929), Denzer-Malbrandt (1935) und Kaiser (1954) nachgewiesen wurden. Bei der Frage nach der Funktion des Binnenkörpers, die hier vor allem interessiert, muß besonders die Fähigkeit, Lichtintensitäten zu unterscheiden, in Erwägung gezogen werden. Man kann vermuten, daß diese Fähigkeit mit der Menge der Mikrovilli zusammenhängt, die im Auge vom einfallenden Licht getroffen wird, anders gesagt, daß für diese Fähigkeit der Bau des Binnenkörpers von Bedeutung ist. Auf das Richtungssehen wird dagegen vor allem der Gesamtbau der Augen von Einfluß sein, also etwa die Ausbildung des Pigmentbechers oder die Stellung der Augen.

Um etwas über einen Zusammenhang zwischen Binnenkörperbau und Intensitätsunterscheidungsvermögen sagen zu können, braucht man vergleichbare Messungen dieser Fähigkeit von verschiedenen Egelarten. Frau Denzer-Malbrandt (1935) hat das Unterscheidungsvermögen erstmals nachgewiesen, indem sie den Egeln in ihren Becken ein Helligkeitsgefälle bot und feststellte, daß die Egel bestimmte Bereiche bevorzugten. Leider hat sie bei den ver-

schiedenen Egelarten die Helligkeitsgefälle auf verschiedene Weise erzeugt und nicht exakt ausgemessen, so daß ihre Angaben für die verschiedenen Egelarten nicht verglichen werden können.

Vergleichbare Ergebnisse erhielt Kaiser (1954) bei der Untersuchung von 2 Gnathobdelliden und einem Pharyngobdelliden:

Art	noch wahrgenommener Lichtintensitätsabfall
Hirudo medicinalis L.	25 %
Haemopis sanguisuga L.	35 %
Erpobdella octoculata L.	50 %

Für die *Rhynchobdellidae*, also auch für die Fischegel, liegen keine derartig vergleichbaren Messungen vor. Für *Hemiclepsis marginata* O. F. Müller und *Theromyzon tessulatum* O. F. Müller stellte Herter (1928, 1929) fest, daß bei diesen Arten die Schattenreflex-Reaktion weniger exakt als bei *Piscicola geometra* L. erfolgt. Als Schattenreflex-Reaktion bezeichnet man die Auslösung von Suchbewegungen durch einen Schatten, der auf das Tier fällt, also durch eine plötzliche kurze Lichtabnahme. *Glossiphonia complanata* L. zeigt keinerlei Schattenreflexe (Herter 1939). Ferner orientiert sich *Piscicola geometra* gegen eine Lichtquelle durch negative Phototaxis exakter als *Hemiclepsis* und *Theromyzon* (Herter 1929).

Vergleicht man diese Befunde mit unseren Kenntnissen über den Binnenkörperbau und den Aufbau der Augen dieser Arten, so ergibt sich folgendes: In den Pigmentbecherocellen der Rhynchobdelliden stehen die Sinneszellen in einer Lage. Die Gestalt der Binnenkörper in diesen Augen ist einfach stabförmig. Lediglich der Binnenkörper von *Piscicola geometra* hat unter den bisher bekannten Binnenkörpern dieser Gruppe eine abweichende, komplizierte, hirnartige Struktur. In den Pigmentbecherocellen der Gnathobdelliden und Pharyngobdelliden sind die Sinneszellen in mehreren Lagen angeordnet. Während die Binnenkörper in den Sinneszellen der lichtfernen Lagen eine einfache, runde bis eiförmige Gestalt haben, sind die Binnenkörper der oberen, lichtnahen Sinneszellen gastrulaähnlich, oder gleichen eingedellten Bällen. Durch diese Gestalt enthalten diese Binnenkörper zweifellos eine größere Zahl von Mikrovilli als gleichgroße runde oder eiförmige Binnenkörper. In den eingedellten Binnenkörpern sind also mehr Membranen vorhanden, an denen durch einen Lichtreiz ein

Primärprozeß ausgelöst werden kann (s. S. 141). Die Vermutung liegt nahe, daß damit eine Verbesserung der Fähigkeit, auf optische Reize zu reagieren, verbunden ist, also z. B. eine Verbesserung der Fähigkeit zur Unterscheidung von Lichtintensitäten.

Eine Vermehrung der Mikrovilli in einem Auge kann einmal durch eine Erhöhung der Zahl der Sinneszellen mit einfachem Binnenkörper in einem Pigmentbecherocellus geschehen. Zum anderen kann die innere Oberfläche der Binnenkörper, auf der die Mikrovilli stehen, durch Einfaltung stark vergrößert werden. In den Augen der Gnathobdelliden *Hirudo* und *Haemopis* und des Pharyngobdelliden *Erpobdella* ist die erste Möglichkeit verwirklicht. Die Pigmentbecherocellen von *Piscicola* hingegen sind nach dem zweiten Prinzip gebaut. Vergleicht man diese beiden Augentypen, so kann man vermuten, daß das Auge des *Piscicola*-Typs in seiner Leistung den Augen der Gnathobdelliden und Pharyngobdelliden ebenbürtig sein kann. Während das einfallende Licht in diesen Augen mehrere Lagen von Sinneszellen durchdringen muß, ehe es die untersten, darauf reagierenden Membranen erreicht, werden die Binnenkörper im *Piscicola-Auge* etwa gleichmäßig und unbehindert vom Licht erreicht.

Die vorn erwähnten sinnesphysiologischen Untersuchungen reichen leider nicht aus, um die hier geäußerte Vermutung zu verwerfen oder zu bestätigen. Da jedoch ausdrücklich gesagt wird, daß *Piscicola geometra* exakter als andere Rhynchobdelliden auf Lichtintensitätsschwankungen reagiert, erhalten meine Überlegungen eine gewisse Wahrscheinlichkeit. Exakte Messungen werden zeigen müssen, ob diese Verknüpfungen zwischen der Binnenkörperstruktur und der Fähigkeit zur Unterscheidung von Lichtintensitäten bestehen.

Über die Funktionsfähigkeit der Augen des hinteren Saugnapfes kann ich keine Angaben machen (s. auch S. 142). In der Literatur fehlen Hinweise auf besondere Verhaltensweisen der Fischegel, aus denen man auf eine Funktion der hinteren Augen schließen könnte. Auch an meinen Tieren konnte ich keine Beobachtungen machen, die sich in dieser Hinsicht verwerten ließen.

IX. Die phylogenetische Einordnung der gefundenen Strukturen

Bei einem Versuch, die Egelaugen phylogenetisch einzuordnen, muß man 2 Fragen scharf auseinander halten:

1. Ist es möglich, die Egelaugen in einer Reihe fortschreitender Entwicklungsstufen anzuordnen?
2. Wie ist die Phylogenie der Egel zu denken?

Die Beantwortung dieser Fragen muß keineswegs in beiden Fällen zu einer gleichen Anordnung der heutigen Formen führen. Wie wir sehen werden, wurden jedoch diese beiden Fragen bisher stets miteinander verknüpft und keine strenge Scheidung der Betrachtungsweisen vorgenommen.

Bevor ich jedoch die bisherigen Anschauungen schildern will, möchte ich noch eine kurze Bemerkung dazu machen, was ich im folgenden unter den Begriffen „Auge", „Pigmentbecherocellus" und „Sehzelle" verstehen will. Dies erscheint mir notwendig, da es bisher keine Einigkeit in der Definition und dem Gebrauch dieser Begriffe gibt.

Unter einer Sinneszelle verstehe ich eine einzelne Sinneszelle ohne Pigmentbecher.

Als Sinneszellgruppe sollen mehrere Sinneszellen bezeichnet werden, die nicht von einem Pigmentbecher umschlossen werden.

Als Pigmentbecherocellus wird jeder Zusammentritt von Sinneszellen und Pigmentzellen bezeichnet. Ich benutze dieses Wort also auch für eine einzige Sinneszelle, die von einem Pigmentbecher umschlossen wird. In den Pigmentbecherocellen können die Sinneszellen in einer oder mehreren Schichten angeordnet sein.

Den Begriff „Auge" verwende ich im Sinne des ganz allgemeinen Sprachgebrauchs als Bezeichnung für jedes Sinnesorgan, das zur Wahrnehmung von Licht (Strahlungsenergie vom Ultrarot bis zum Ultraviolett) dient.

Nach dieser Vorbemerkung möchte ich kurz die bisherigen Anschauungen zu den eingangs genannten Fragen wiedergeben. Wie erwähnt, wurde bisher die Frage nach der Phylogenie der Egel und die nach der Entstehung ihrer Augen nicht scharf voneinander getrennt. Ich will jedoch im Referat beide Punkte möglichst getrennt voneinander darstellen.

Den ersten begründeten Stammbaum der Hirudineen stellte Apathy im Jahre 1888 auf Grund einer Analyse der äußeren Körperform auf. Er geht von der Hypothese aus, daß das ursprüng-

liche Segment der Egel 12 Ringe trug und betrachtet aus diesem Grunde die Piscicoliden als ursprünglichste Egelgruppe. Von einem Teil der Fischegel, und zwar von piscicola-artigen Formen, leitet er die Glossiphoniiden, Gnathobdelliden und Pharyngobdelliden ab. Die Gattungen *Pontobdella* und *Branchellion* betrachtet er als frühzeitig abgespaltene Seitenzweige der Fischegelentwicklung.

Oka (1902) und Selensky (1907) stellen fest, daß auf Grund des Baues des Blutgefäßsystems die Glossiphoniiden den Oligochaeten am nächsten stehen. Doch erst Autrum (1932—34) zieht aus diesem und anderen Ergebnissen die Konsequenz und lehnt Apathys Auffassung völlig ab. Er berücksichtigt bei der Aufstellung seines Stammbaumes eine große Zahl von anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Merkmalen und kommt zu dem Ergebnis, daß sich die Rhynchobdelliden einerseits und die Gnathobdelliden und Pharyngobdelliden andererseits von einer gemeinsamen Wurzelgruppe ableiten lassen. Diese Gruppe ist heute nicht mehr vertreten. Alle lebenden Formen sind das Ergebnis einer langen Spezialisation und Entwicklung. Den ursprünglichsten Bauplan weisen heute nach Autrum die Glossiphoniiden auf, da sie im Bau des Blutgefäßsystems, in Eibau, Furchungstyp und Entwicklung und in der Chromosomenzahl den Oligochaeten am nächsten stehen. Autrum hält also im Gegensatz zu Apathy innerhalb der Rhynchobdelliden die Piscicoliden für abgeleitete Formen. Der von Autrum aufgestellte Stammbaum wird als gut begründet angesehen. —

Bei seinem Versuch, die Egelaugen in einer Entwicklungsreihe anzuordnen, geht Hesse (1897) von Apathys Vorstellung aus. Er kommt zu der Ansicht, daß in der Gruppe der Piscicoliden die Entwicklung von einzelnen Sinneszellen über Sinneszellen, die in eine lose Beziehung zu Pigmentzellen treten, zu vollständigen Pigmentbecherocellen geführt hat. Als Beispiele für diese Entwicklungsstufen führt er die Gattungen *Pontobdella*, *Branchellion* und *Piscicola* an. Von dem Pigmentbecherocellus, wie er bei *Piscicola* auftritt, hat dann nach seiner Meinung die Entwicklung unabhängig einerseits zu Augen mit einschichtig angeordneten, plumpen Sinneszellen bei den Glossiphoniiden und andererseits bei den Pharyngobdelliden und Gnathobdelliden zu Augen geführt, in denen schlanke, verschieden geformte Sinneszellen in mehreren Schichten liegen. Hesse stützt seine Ansicht durch folgende Überlegungen:

1. Auch diejenigen Hirudineen, bei denen keine Pigmentbecherocellen vorhanden sind, besitzen verstreut liegende einzelne Sinneszellen.
2. Treten innerhalb einer Gattung Pigmentbecherocellen nur bei einigen Arten auf, so haben diese weniger einzelne Sinneszellen als jene Formen, bei denen Pigmentbecherocellen fehlen.
3. Bei höher organisierten Vertretern einer Gruppe nimmt die Größe der Zellen eines Organs ab, ihre Anzahl zu. Dies trifft auch für Fischegel zu. Als Beispiel führt Hesse die Gattungen *Pontobdella*, *Branchellion* und *Piscicola* an, bei denen sich die Größe der Sinneszellen wie 4 : 2 : 1 verhält.
4. In der ursprünglichsten Egelgruppe, den Fischegeln, besitzt nur die Gattung *Piscicola* Pigmentbecherocellen. In den anderen Gattungen dieser Gruppe treten noch einzelne Sinneszellen oder Übergänge zu Pigmentbecherocellen auf.

Hansen (1961) geht von Autrums Ansicht aus und meint, daß sie gegen Hesses Auffassung spricht. Die nach Autrum ursprünglichsten Hirudineen, die Glossiphoniiden und *Acanthobdella*, besitzen bereits Pigmentbecherocellen. Daher glaubt Hansen, daß das Fehlen von Pigmentbecherocellen bei den Piscicolidengattungen *Pontobdella* und *Branchellion* als Reduktionserscheinung aufgefaßt werden kann.

Welche Aussagen lassen sich nun aus meinen Ergebnissen zu den beiden hier zur Diskussion stehenden Fragen machen?

Hesse ordnet die Augen in einer Entwicklungsreihe nach zunehmender Kompliziertheit an. Ich glaube, diese Ansicht Hesses unterstützen zu können. Besonders die Ergebnisse, die die Untersuchung des hinteren Saugnapfes erbracht hat, sprechen, wie auf S. 159 ff. näher erörtert, sehr dafür, daß die Bildung der Pigmentbecherocellen von einzelnen Sinneszellen und Pigmentzellen ausgeht, so wie Hesse es annimmt.

Zur Frage, wie aus der Phylogenie der Egelaugen auf die Verwandtschaft der Egelgruppen zu schließen ist, kann ich folgendes sagen: Hesse leitet auf zwei unabhängigen Entwicklungswegen die einschichtigen und die mehrschichtigen Pigmentbecherocellen vom *Piscicola*-Auge ab. Meine Untersuchung der Binnenkörper dieses Auges hat gezeigt, daß auch dieser Augentyp sehr spezialisiert ist und nicht der Ausgangspunkt für die von Hesse angenommene Entwicklung sein kann. In Zukunft wird also bei dem Versuch,

Beziehungen zwischen den Augen verschiedener Egelgruppen festzustellen, stets auch die Ausbildung des Binnenkörpers beachtet werden müssen. Dies wurde bisher nicht getan, und nur wenige Egelgattungen wurden bisher darauf untersucht (s. Tabelle II, S. 127). Eine solche Untersuchung fehlt z. B. für die Augen von *Pontobdella* und *Branchellion*, und es läßt sich daher vorläufig überhaupt nicht beurteilen, ob dies reduktive oder ursprüngliche Formen sind. Jeder Versuch, eine Aussage zur Phylogenie der Egelaugen zu machen, muß solange zurückgestellt werden, bis hinreichende Untersuchungen aus allen Gattungen vorliegen. Vielleicht stellt sich dabei dann heraus, daß Pigmentbecherocellen in verschiedenen Egelgruppen unabhängig voneinander durch einen Zusammentritt von Sinnes- und Pigmentzellen entstanden sind und sie als Kriterium für eine Verwandtschaft keine größere Bedeutung besitzen.

X. Zusammenfassung

Bei der bisher vorgenommenen elektronenmikroskopischen Untersuchung von Egelaugen war die Gruppe der Fischegel *(Piscicolidae)* noch nicht bearbeitet worden. Da sich gerade diese Gruppe durch Augen am vorderen und hinteren Körperpol auszeichnet, war es wünschenswert, diese Kenntnislücke zu schließen.

1. Es wurden die Augen des Fischegels *Piscicola geometra* untersucht, der auf dem vorderen Saugnapf 4 große und auf dem hinteren Saugnapf eine größere Anzahl kleiner Pigmentbecherocellen trägt. Die Augenzahl auf dem hinteren Saugnapf wurde bisher mit 5 Paaren zu niedrig angegeben. Es konnten bis zu 16 Augen festgestellt werden, die wahrscheinlich immer paarig und symmetrisch auf dem Saugnapf angeordnet sind.

2. Die Angaben H e s s e s über den Bau der vorderen Augen konnten bestätigt und erweitert werden. Ein schalenartiger ovaler Pigmentbecher, der von vielen Pigmentzellen gebildet wird, enthält eine Lage von 20—25 aufrechtstehenden, birnenförmigen Sinneszellen. Den unteren, bauchigen Teil der Sinneszellen nimmt der Binnenkörper ein; im oberen, spitzen Teil liegt der Zellkern. Der Nervenfortsatz, der nach H e s s e dem oberen Sinneszellpol entspringt, konnte nicht identifiziert werden. Es wurden mehrschichtige, kappenartige Membranen gefunden, die den oberen Pol der Sinneszelle umgeben und offenbar mit dem Wurzelbereich der erregungsleitenden Strukturen in einem noch unbekannten Zusammenhang stehen.

3. Die Augen des hinteren Saugnapfes stimmen im Grundaufbau mit den vorderen Augen überein. Die Pigmentbecher sind jedoch viel kleiner und enthalten nur 1—5 Sinneszellen. Charakteristisch für diese Augen ist, daß sie sehr viel unregelmäßiger als die Augen des vorderen Saugnapfes gestaltet sind. Im Bereich des hinteren Saugnapfes können Pigmentzellen nicht nur Sinneszellen, sondern auch andere Zellgruppen und Einzelzellen umschließen. Dies war bisher nicht bekannt.

4. Der Binnenkörper der Sinneszellen ist ein vielfältig zerklüftetes, hirnartiges Gebilde, das rings von Zellplasma umgeben wird. Es wird angenommen, daß jede Sinneszelle nur einen einheitlichen Binnenkörper enthält. Das Innere des Binnenkörpers wird von dichten Mikrovillilagen, die auf den Wänden des Binnenkörpers stehen, vollständig ausgefüllt. Die Binnenkörper in den hinteren und vorderen Augen gleichen sich.

Am Übergang zwischen Zellplasma und Mikrovillisaum ist eine einfache oder Doppelmembran zu erkennen, die H a n s e n als Grundmembran bezeichnet. Nach den bisherigen Kenntnissen erscheint es unwahrscheinlich, daß an der Basis der Mikrovilli eine Abschlußmembran gegen das Zellplasma auftritt. Es wird versucht, diese Bilder als verschiedenartige Anschnitte von Mikrovillisäumen zu deuten. — Die Entstehung des Binnenkörpers wird, den Vorstellungen H e s s e s folgend, als Einstülpungsprozeß der Zellmembran angesehen.

5. Während bei *Hirudiden* und *Erpobdelliden* in einem Auge verschiedene Sinneszellen mit verschiedenen Binnenkörpern vorkommen, tritt bei *Piscicola* nur ein Sinneszell- und Binnenkörpertyp auf. Der Binnenkörper ist komplizierter als die bisher bekannten und zeigt eine starke Oberflächenvergrößerung durch Einfaltung, läßt sich jedoch der Form nach an den Binnenkörper von *Erpobdella octoculata* anschließen. Die Frage nach den Nervenfortsätzen der Sinneszellen konnte auch in dieser Untersuchung zu keiner sicheren Abklärung gebracht werden. Die neu beschriebenen Membrankappen gleichen Membranpaketen, die H a n s e n gefunden hat und als Vereinigungsstellen von Nervenfortsätzen deutet.

6. Besonderes Interesse galt der gleichartigen Ausstattung beider Körperpole mit Sinnesorganen, die im Tierreich nur wenige Parallelen hat. Es wird die Frage nach der Entstehung der hinteren Augen aufgeworfen. Es wird versucht, sie als Lokalisation körper-

weit verbreiteter Strukturen zu deuten, die als Tendenz der Pigmentzellen zum Umfassen beliebiger Zellen gedacht wird.

7. Ein Zusammenhang zwischen morphologischem Aufbau und Funktion der Egelaugen wird gesucht. Es wird angenommen, daß das Unterscheidungsvermögen von Lichtintensitäten mit der Mikrovillimenge im Auge in Zusammenhang steht. 2 Prinzipien zur Vermehrung der Mikrovilli lassen sich aufzeigen:

a) eine Zunahme der Zahl und mehrschichtige Anordnung von Sinneszellen mit einfachem Binnenkörper *(Gnathobdellidae, Pharyngobdellidae);*

b) eine Vergrößerung der Oberfläche der Binnenkörper durch komplizierte Einfaltungen. Die Zahl der Sinneszellen im Auge bleibt klein *(Rhynchobdellidae).*

Ob beide Augentypen gleiche Leistungen aufweisen, muß durch sinnesphysiologische Untersuchungen festgestellt werden. — Für eine Funktion der hinteren Augen gibt es bisher keine Hinweise.

8. Bisher wurden die Fragen nach der Phylogenie der Egel und einer Entwicklungsreihe der Egelaugen miteinander verknüpft. Beide Fragen werden voneinander getrennt. Die Ansicht Hesses, der die Augen in einer Entwicklungsreihe nach zunehmender Kompliziertheit anordnet, wird unterstützt. Die Auffassung, daß das *Piscicola*-Auge eine besonders ursprüngliche Bildung sei, von der sich weitere Entwicklungen ableiten, muß auf Grund der neuen Kenntnisse über den Binnenkörper abgelehnt werden. Bei jedem Versuch, die Verwandtschaft zwischen Egelgruppen auf Grund des Augenbaues zu beurteilen, wird in Zukunft der Feinbau des Binnenkörpers untersucht werden müssen, der bisher nur von wenigen Arten bekannt ist.

XI. Literaturverzeichnis

Apathy, St. (1888): Analyse der äußeren Körperform der Hirudineen. Mitth. Zool. Stat. Neapel *8*, 153—196.

– – 1897: Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mitth. Zool. Stat. Neapel *12*, 496—748.
1902: Die drei verschiedenen Formen von Lichtsinneszellen bei Hirudineen. Verh. V. Internat. Zoologenkongreß zu Berlin, 707—728.

Autrum, H.: (1939): Die Stellung der Hirudineen im System. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs *4*, III. Abt., 4. Buch Hirudineae, 559—642. S. a. *Scriban* u. *Autrum.*

Bhatia, M. L. (1956): Extra Ocular Photoreceptors in the Land Leech, *Haemadipsa zeylanica agilis* Moore from Nainital, Almora (India). Nature *178*, 420—421.

Bresslau, E. (1928): 1. Klasse des Cladus Plathelminthes-Turbellaria. In Kükenthal u. Krumbach, Handb. Zool. *2*, 1. Hälfte, (1) 52—(1) 320.

Bresslau, E. u. Ziegler, H. E. (1927): Zoologisches Wörterbuch. 3. verm. u. verbess. Aufl. Jena.

Brinkmann, Jr. A. (1948): Some new and remarkable leeches from the antarctic seas. Norske Vid. Akad. Oslo *29*, 3—17.

Bütschli, O. (1921): Vorlesungen über vergleichende Anatomie *I*, Berlin.

Caballero, E. (1956): Hirudineos de Mexiko XX (Taxa y nomenclatura de la clase *Hirudinea* hasta generos). An. Inst. Biol. Mex. *27*, 279—302.

Denzer, U. geb. Malbrandt (1935): Helligkeits- und Farbensinn bei deutschen Süßwasseregeln. Zool. Jb. Physiol. *55*, 525—562.

Franz, V. (1927): Morphologie der Acranier. Ergebn. Anat. Entw. *27*, 464 bis 692.

Freytag, K. (1953): Untersuchungen über den Aufbau der Cuticula von *Hirudo medicinalis*. Zellforsch. *39*, 85—93.

Hansen, K. (1961): Elektronenmikroskopische Untersuchungen der Hirudineen-Augen. Dissertation Berlin.

— (1962): Elektronenmikroskopische Untersuchungen der Hirudineen-Augen. Zool. Beitr., N. F., *7*, 83—128.

Hanström, B. (1928): Vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbellosen Tiere. Berlin.

Harant, H. u. Grassé, P. (1959): Classe des Annélides achètes ou Hirudinées ou sangsues. In Grassé, Traité de Zoologie *V*, 471—593, Paris.

Harding, W. A. u. Moore, P. J. (1927): *Hirudinea*. In Fauna of British India including Ceylon and Burma, London.

Herter, K. (1928): Reizphysiologische Untersuchungen an dem Egel *Hemiclepsis marginata* O. F. Müll. Verh. Dtsch. Zool. Ges. *32*, 154—160.

— (1929): Über Geotaxis und Phototaxis deutscher Egel. Verh. Dtsch. Zool. Ges. *33*, 72—82.

— (1929): Reizphysiologisches Verhalten und Parasitismus des Entenegels *Protoclepsis tesselata* O. F. Müll. Z. vergl. Physiol. *10*, 272—308.

— (1929): Studien über Reizphysiologie und Parasitismus bei Fisch- und Entenegeln. Sitzber. Ges. Natf. Freunde vom 9. 7. 1929, 142—184.

— (1930): Fang, Pflege und Zucht der deutschen Süßwasseregel. Handb. biol. Arbeitsmethod. *IX*, Teil 2/II, 1577—1618.

Herter, K. u. Schleip, W. u. Autrum, H. (1939): *Hirudineae*, Teil 2. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs *4*, III. Abt., 4. Buch. Leipzig.

Hesse, R.: Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren:
(1896): I. Die Organe der Lichtempfindung bei Lumbriciden. Z. wiss. Zool. *61*, 59—85.
(1897): III. Die Sehorgane der Hirudineen. Z. wiss. Zool. *62*, 247—283.
(1899): V. Die Augen der polychaeten Anneliden. Z. wiss. Zool. *65*, 446 bis 516.

Hyden, H. (1960): The Neuron. In Brachet u. Mirsky, The Cell *IV*, 215—323.

Ivan Sorvall Inc. (Hrg.) (1959): Thin sectioning and associated technics for electron microscopy. Norwalk.

Jackson, S. F. (1959): Studies on the fibrogenesis of collagen. Electron Microscopy, Proc. Stockholm Conference 1956, 229—230.

Janzen, R.: (1932): Der Farbwechsel von *Piscicola geometra* L. I. Mitteilung: Beschreibung des Farbwechsels und seiner Elemente. Z. Morphol. Ökol. *24*, 327—341.

Kaiser, F. (1955): Beiträge zur Bewegungsphysiologie der Hirudineen. Zool. Jb. *65*, 59—90, 1954.

Leydig, F. (1861): Die Augen und neue Sinnesorgane der Egel. Arch. Anat. Physiol. wiss. Med., Jgg. 1861, 588—605.

Maier, B. L. (1892): Beiträge zur Kenntnis des Hirudineen-Auges. Zool. Jb. Anat. *5*, 552—580.

Mann, K. H. (1962): Leeches *(Hirudinea)*, their structure, physiology, ecology and embryology. Oxford.

Meyer, M. C. (1940): A revision of the leeches *(Piscicolidae)* living on freshwater fishes of North America. Trans. Am. Micr. Soc. *59*, 354—376.

Moore, J. P. (1952): New *Piscicolidae* (Leeches) from the Pacific and their anatomy. Occ. Pap. Bernice Mus. Hawaii, *21*, 17—43.

Moore, J. P. u. Meyer, M. C. (1951): Leeches *(Hirudinea)* from Alaskan and adjacent waters. Wasmann J. Biol. *9*, 11—77.

Oka, A. (1902): Über das Blutgefäßsystem der Hirudineen (Vorl. Mitt.). Annot. Zool. Jap. *4*, 49—60.

Pease, D. C. (1960): Histological techniques for electron microscopy. New York.

Putter, A. (1923): Ensaio Monographico dos Hirudineos. Rev. do Mus. Paulista *13*, 857—1118.

Reed, R. u. Rudall, K. M. (1948): Electron microscopic studies on the structure of earthworm cuticle. Biochem. Biophys. Acta *2*, 7-18.

Reimer, L. (1959): Elektronenmikroskopische Untersuchungs- und Präparationsmethoden. Berlin.

Rein, H. u. Schneider, M. (1960): Einführung in die Physiologie des Menschen. 13. u. 14. neubearb. Aufl. Berlin.

Richards, A. G. (1951): The Integument of Arthropods. Minnesota Press.

Ringuelet, R. A. (1954): La clasification de los hirudineos. Notas Museo Eva Peron *17*, Zoologia, 1—15.

Röhlich, P. u. Török, L. J. (1961): Elektronenmikroskopische Untersuchungen des Auges von Planarien. Z. Zellforsch. *54*, 362—381.

Ruska, C. u. H. (1960): Die Cuticula der Epidermis des Regenwurmes *(Lumbricus terrestris* L.). Zellforsch. *53*, 759—764.

Scriban, J. A. u. Autrum, H. (1932—1934): 2. Ordnung der *Clitellata: Hirudinea* — Egel. In Kükenthal u. Krumbach, Handb. Zool. *2*, 2. Hälfte, (8) 119— (8) 352.

Selensky, W. (1907): Studien über die Anatomie von *Piscicola*. Trav. Soc. Natural. St. Pétersb. *36*, Livr. 4 Zool. Physiol., 89—111.

— (1923): *Crangonobdella murmanica n.g.n.sp.*, eine auf *Sclerocrangon* schmarotzende Ichthyobdellide. Zool. Jb. Syst. *46*, 397—488.

Whitman, C. O. (1886): The Leeches of Japan. Quart. J. Microscop. Sci. N. Ser. *26*, 317—416.

Lebenslauf

Am 27. Juni 1933 wurde ich, Dieter Jung, als Sohn des Schulleiters Wilhelm Jung und seiner Ehefrau Irma, geb. Wolter, in Berlin geboren. Nachdem ein geregelter Übergang von der Grund- zur Oberschule in den letzten Kriegsjahren nicht möglich war, besuchte ich von 1945 an die spätere Johannes-Kepler-Schule in Berlin-Neukölln und legte hier im März 1953 die Reifeprüfung ab. Vom Sommersemester 1953 bis zum Wintersemester 1961/62 studierte ich an der Freien Universität Berlin Zoologie. Meine akademischen Lehrer waren die Herren Professoren *Drawert*, *Eckardt*, *Günther*, *Herter*, *Kemper*, *Lassen*, *Lautsch*, *Lorenz*, *Lüers*, *May*, *Riemschneider*, *Ulrich*, *Urich* und *Weischedel*. Im Sommersemester 1958 bestand ich die wissenschaftliche Prüfung für das Lehramt. Nachdem eine erste Dissertation, die aus dem Thema des Staatsexamens entstanden war, wegen mannigfaltiger Schwierigkeiten nicht beendet werden konnte, habe ich im Wintersemester 1960/61 unter Anleitung von Herrn Prof. Dr. W. *Ulrich* mit der Bearbeitung des vorliegenden Themas begonnen und sie im März 1962 abgeschlossen. Die mündliche Prüfung mit den Nebenfächern Botanik und Chemie fand im Dezember 1962 statt.

Dieter Jung